

SÉRIE A, n° 3249

N° D'ORDRE :

4121

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvonne CAUDERON

1^{re} THÈSE

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE
DES AGROPYRUM FRANÇAIS
ET DE LEURS HYBRIDES AVEC LES BLÉS

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 18 mars 1958, devant la Commission d'examen :

MM. PLANTEFOL *Président.*

EICHHORN }
DE CUGNAC } *Examineurs.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppeler - Paris

SÉRIE A, N° 3249

N° D'ORDRE :

4121

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvonne CAUDERON

1^{re} THÈSE

ETUDE CYTOGÉNÉTIQUE DES AGROPYRUM FRANÇAIS ET DE LEURS HYBRIDES AVEC LES BLÉS

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 18 mars 1958, devant la Commission d'examen :

MM. PLANTEFOL *Président.*

EICHHORN }
DE CUGNAC } *Examineurs.*



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppeler - Paris

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.
LAUGIER	T	Physiologie générale.
M. CURIE	T	Physique (S. P. C. N.).
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
PLANTEFOL	T	Botanique.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.
WYART	T	Minéralogie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie végétale.
P. AUGER	T	Physique quantique et Relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
POCARD	T	Physique (E. N. S.).
H. CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (S. P. C. N.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
P. DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique.
EPHRUSSI	T	Génétique.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.).
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P. C. B.).
LUCAS	T	Recherches physiques.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
M. MORAND	T	Enseignement de Physique.
SOLEILLET	T	Physique.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON	T	Astronomie.
LAPORTE	T	Physique générale et Radioactivité.
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Biologie végétale (S. P. C. N.).
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S. P. C. N.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie Physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Génétique.
GRIVET	T	Radioélectricité.
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
JUNG	T	Pétrographie.
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction.
WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste.
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
M. PRUVOST	T	Géologie.
AMIEL	T	Chimie générale (P. C. B.).
HOCART	T	Minéralogie.
J. P. MATHIEU	T	Physique (P. C. B.).
COUTEAUX	T	Biologie animale (P. C. B.).

Doyen J. PÉRÈS.

MAY	T	Biologie animale (P. C. B.).
CHOQUET	T	Calcul différentiel et intégral.
FELDMANN	T	Biologie (P. C. B.).
GUINIER	T	Physique des solides.
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des probabilités.
SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation.
BRELOT	T	Calcul différentiel.
NORMANT	T	Chimie organique (P. C. B.).
BÉNARD	T	Chimie (P. C. B.).
MUAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUE	T	Statistiques mathématiques.
GELOSO	T	Chimie (S. P. C. N.).
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Chimie végétale.
MARÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
DESTRIAU	T	Physique (M. P. C.).
M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie générale.
SALEM	T	Mathématiques générales.
LELONG	T	Mathématiques générales.
DEVILLERS	T	Anatomie et Histologie comparées.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. P. C.).
PISOT	T	Calcul des Probabilités.
ROCH E.	T	Géologie.
SCHATZMANN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
JOLIOT	T	Physique nucléaire et Radioactivité.
LENNUIER	T	Physique (P. C. B.).
RIZET	T	Génétique.
M ^{me} TONNELAT	T	Théories physiques.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Physique (P. C. B.).
BRUSSET	T	Chimie minérale.
M. LÉVY	T	Physique théorique.
LENORMANT	T	Physiologie.
M ^{me} CHAIX	T	Chimie biologique.
M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P. C. B.).
PIAUX	T	Chimie (P. C. B.).
BRUN	T	Méc. expér. des fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique.
M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques.
M ^{me} LE LONG	T	Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique (M. P. C.).
DUBOIS J. E.	T	Chimie (S. P. C. N.).
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
MICHEL	T	Chimie (S. P. C. N.).
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Physique générale.
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie Physique.
BROSSEL	T	Physique Atomique.
BUSER	T	Biologie animale (P. C. B.).
CAMUS	T	Biologie végétale (P. C. B.).
CASTAING	T	Physique générale.
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallogr.
MOYSE	T	Physiologie végétale.
NOIROT	T	Évolution des Êtres organ.
PANNETIER	T	Chimie (P. C. B.).
POSSOMPS	T	Biologie animale (P. C. B.).
PULLMANN	T	Chimie théorique.
TEILLAC	T	Physique nucléaire et Radioactivité.
TONNELAT	T	Biologie physico-chimique.
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODE	T	Chimie.
FREYMANN	T	Physique (S. P. C. N.).
GUINOCHET	T	Biologie végétale (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).
M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie (P. C. B.).
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et théorique des groupes.
DESNUELLE	T	Chimie biologique.

Secrétaire général..... C. MONIER

PREMIÈRE THÈSE

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE
DES AGROPYRUM FRANÇAIS
ET DE LEURS HYBRIDES AVEC LES BLÉS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551516_0018

INTRODUCTION

Le point de départ des recherches entreprises sur les *Agropyrum* a été l'étude des possibilités d'amélioration des Blés par l'introduction de nouveaux gènes, issus des plantes sauvages, à l'aide de croisements intergénériques : les *Agropyrum* semblaient intéressants pour la réalisation d'un tel programme. De nombreux travaux ont été réalisés dans ce domaine ; toutefois si une utilisation précise des croisements a été quelquefois envisagée, on a pu constater non seulement des divergences de vue, mais aussi une évolution assez rapide : on a d'abord cherché à obtenir des Blés vivaces, très rustiques ; puis, les recroisements obligatoires des F_1 stériles ayant fait perdre la pérennité, on s'est orienté vers la création de Blés classiques, possédant certaines caractéristiques de résistance aux accidents climatiques ou aux parasites, caractéristiques poussées à un très haut degré chez quelques *Agropyrum*. On s'est également préoccupé de créer des types nouveaux pouvant présenter un intérêt pratique dans un domaine quelconque et particulièrement du point de vue fourrager.

En fait, trente années de recherches n'ont pas permis d'arriver à des résultats bien précis ni du point de vue agricole, ni du point de vue phylogénique. Ceci est dû en partie à la difficulté d'étude du matériel, mais aussi au manque de méthode ou de continuité. De plus, une sélection améliorante efficace à partir d'hybrides entre *Triticum* et *Agropyrum* n'est possible que dans la mesure où l'on connaît bien les deux genres et leurs relations phylogéniques.

Or, si l'on peut partir de bases solides en ce qui concerne le genre *Triticum*, il n'en est pas de même pour le genre *Agropyrum* où règne une grande confusion, et les relations entre les deux genres sont mal connues. Nous avons abordé ces deux groupes de problèmes au cours de nos recherches.

La première partie de ce mémoire est plus spécialement consacrée à l'étude des *Agropyrum* ; nous l'avons limitée aux *Agropyrum* français. Aucun travail de synthèse n'ayant été réalisé, à notre connaissance, depuis celui de DUVAL-JOUVE (1870), nous avons jugé indispensable une mise au point aussi complète que possible des différentes publications traitant de la Systématique des *Agropyrum*. Nous avons ensuite été amenée à « définir » les espèces que nous voulions analyser au moyen d'une description morphologique des clones les plus représentatifs, description sans laquelle aucune étude cytologique ne saurait être valable. Nous avons également réservé un chapitre à l'étude de la répartition géographique et de l'habitat afin d'étayer nos conclusions concernant les relations phylogéniques.

Nous nous sommes ensuite proposé de voir si les données fournies par la cytogénétique nous apporteraient le complément indispensable pour aboutir à une classification simple des *Agropyrum* : cette classification serait basée, outre les caractères classiquement utilisés par les taxinomistes, sur la nature de la polyploïdie et sur la constitution génomique des espèces étudiées. Nous avons donc entrepris une étude comparative des caryotypes et du comportement en méiose des différentes espèces d'*Agropyrum* spontanées en France, et de quelques-uns de leurs hybrides naturels ou expérimentaux.

Dans la seconde partie, nous avons cherché à préciser les possibilités de croisement entre les deux genres. Nous avons étudié les différents hybrides obtenus ainsi que leurs descendants. Ces recherches présentaient un double intérêt :

- déterminer les relations d'homologie chromosomique et les relations phylogéniques entre les genres *Triticum* et *Agropyrum* longtemps réunis sous le même nom générique ;
- mettre au point des méthodes de travail pour le sélectionneur en vue de l'utilisation pratique de ces croisements.

HISTORIQUE

L'étude des hybrides *Triticum* $\times$ *Agropyrum* implique une connaissance des genres mis en cause dans les croisements. Nous avons précisé, dans ce chapitre, l'état actuel des recherches en la matière.

I. — LA TRIBU DES HORDEEAE

Les genres *Triticum* et *Agropyrum* appartiennent tous deux à la tribu des *Hordeae*, divisée généralement en deux sous-tribus d'après le nombre d'épillets insérés à chaque article du rachis :

- épillets solitaires,
- épillets non solitaires.

Cette classification est assez arbitraire ; bien que d'opinion différente quant au nom et au nombre de genres à inclure dans la tribu, les systématiciens sont généralement d'accord pour classer les genres *Triticum* et *Agropyrum* dans la même sous-tribu, englobant également les genres *Secale*, *Haynaldia* et *Aegilops* avec lesquels ils se croisent aisément.

NEVSKI (1933) scinde l'ensemble de la tribu en sept sous-tribus. Cette classification est plus complexe et presque aussi arbitraire. Elle est donnée d'après les caractères morphologiques, mais l'auteur a fait appel à de nombreuses disciplines pour l'établir. La paléobotanique, la géographie botanique, la phylogénie, la cytologie lui ont apporté un certain nombre d'arguments. Nous la donnons ici à titre indicatif.

Tribu des *Hordeae* BENTH.

(*J. Linn. Soc. Botan.* XIX, 1881, 31).

I. — *Brachypodiinae* Holmb.

Epillets solitaires, homomorphes, pédicellés, multiflores, subcylindriques ; glumes plurinervées à nervures identiques.

1° *Brachypodium* P. B. (*Agrostogr.*, 1812).

2° *Trachynia* LINK. (*Hort. Bot. Berol.*, I, 1827).

II. — *Clinelyminae* Nevski.

Epillets par deux, rarement par trois, les épillets terminaux parfois solitaires, homomorphes, sessiles ou subsessiles, multiflores, légèrement comprimés, fleurs la plupart du temps longuement aristées, glumes à nervures costales scabres. Anthères courtes. Caryopse à face ventrale légèrement concave ou presque plane. Plante des bois ou des prés, à feuilles vertes, ténues, planes, scabres sur les deux faces.

3° *Terrela* (NEVSKI) (*Bull. Jard. Bot. Acad. Sci. URSS*, XXX, 1932).

4° *Clinelymus* (NEVSKI) (*Bull. Jard. Bot. Acad. Sci. URSS*, XXX, 1932).

5° *Asperella* (HUMB.) (*in* ROEMER et USTERI, *Magaz. Bot.*, III, 7, 1790).

III. — Roegneriinae (Nevski).

Epillets solitaires, homomorphes, sessiles ou brièvement pédicellés, multiflores, généralement légèrement comprimés, fleurs très fréquemment longuement aristées. Anthères courtes. Caryopse à face ventrale légèrement concave ou presque plane. Plante la plupart du temps des bois ou des prés, à feuilles vertes, planes, généralement scabres sur les deux faces.

6° *Roegneria* (C. KOCH) (*Linnaea*, XXI, 1848).

7° *Anthosachne* (STEUD.) (*Syn. pl. glum.*, I, 1855).

IV. — Hordeinae (Nevski).

Epillets par deux ou par trois, hétéromorphes, sessiles ou pédicellés, la plupart du temps uniflores avec une petite fleur secondaire rudimentaire, rarement deux, fleurs plus ou moins longuement aristées, plus rarement brièvement aristées, arêtes généralement droites. Epis le plus souvent cassants.

8° *Cuviera* (KOELER) (*Descr. gram. Gall. et Germ.*, 1802).

9° *Taeniathum* (NEVSKI) (*Consp. gram. loliearum, hordear fl. ross., manuscr.*).

10° *Psathyrostachys* (NEVSKI) (*Consp. gram. loliearum, hordear fl. ross., manuscr.*).

11° *Crithopsis* (JAUB. et SPACH) (*III Pl. Orient.*, IV, 1850-1853).

12° *Hordeum* L. (*Gen. pl.*, éd. I, 1737, éd. 5, 1754).

13° *Sitanion* RAFIN. (*Journ. Phys.*, LXXXIX, 1819).

14° *Critesion* RAFIN. (*Journ. Phys.*, LXXXIX, 1819).

V. — Aegilopinae (Nevski).

Epillets solitaires, la plupart du temps hétéromorphes, sessiles, à peu de fleurs. Fleurs généralement longuement aristées, à arêtes droites. Epis le plus souvent cassants.

15° *Secale* L. (*Gen. pl.*, éd. I, 1737, éd. 5, 1754).

16° *Haynaldia* (SCHUR.) (*Enum. Pl. Transsilv.*, 1866).

17° *Eremopyrum* (JAUB. et SPACH) (*III Pl. Orient.*, IV, 1850-1853).

18° *Hetheranthelium* (HOCHST.) (*in KOTSCHY : Pl. Alepp. exs. cum. descriptione*, 1843).

19° *Aegilops* L. (*Gen. pl.*, éd. I, 1737 ; éd. 5, 1754).

20° *Triticum* L. (*Gen. pl.* éd. I, 1737 ; éd. 5, 1754).

VI. — Elyminae (Nevski).

Epillets par 2 à 6, rarement 1, homomorphes, sessiles ou subsessiles, multiflores, comprimés. Fleurs mutiques ou brièvement aristées, glumes

le plus souvent finement nervurées. Anthères longues, plus longues que la moitié des glumelles inférieures. Caryopse canaliculé sur la face ventrale. Plantes indigènes dans les déserts et dans les régions sableuses, à rhizomes plus ou moins stolonifères, à feuilles légèrement enroulées, glauques sur la face inférieure.

21° *Elymus* L. (*Nov. Pl. Gen.*, 1751 ; *Gen. pl.*, éd. 5, 1754).

22° *Aneurolepidium* (NEVSKI) (*Consp. gram. Loliearum hordear fl. ross.*, manusc.).

23° *Malacurus* (NEVSKI) (*Consp. gram. Loliearum hordear fl. ross.*, manusc.).

VII. — Agropyrinae (Nevski)

Épillets solitaires, homomorphes, sessiles, comprimés, à fleurs mutiques ou brièvement aristées, à glumes plurinervées ou légèrement carénées. Anthères longues, plus longues que la moitié de la glumelle inférieure. Caryopse canaliculé sur la face ventrale. Plantes à rhizomes généralement stolonifères, à feuilles glauques ou vert-glauque plus ou moins légèrement enroulées.

24° *Elytrigia* (DESV.) (*Nouv. Bull. Soc. philom.*, II, 1810).

25° *Agropyron* (GAERTN.) (*Nov. Comm. Acad. Petrog.*, XIV, 1770).

NEVSKI groupe, entre autres, les genres *Triticum*, *Secale*, *Haynaldia* et *Aegilops* dans la sous-tribu des *Aegilopinae* et isole les genres *Agropyron* et *Elytrigia* dans une autre sous-tribu, celle des *Agropyrinae*.

Les espèces que nous allons étudier sous le nom générique d'*Agropyrum* P. B. sont classées par NEVSKI :

a) Pour la plupart dans le genre *Elytrigia* DESV., section *Holopyron* [*A. elongatum* (HOST) P. B., *junceum* (L.) P. B., *littorale* (HOST) DUM., *repens* (L.) P. B., *intermedium* (HOST) P. B., *campestre* G. G..]

b) Dans le genre *Roegneria* (C.) KOCH, de la sous-tribu des *Roegnerinae* NEVSKI [*A. caninum* (L.) P. B..]

NEVSKI ne classe dans le genre *Agropyron* GAERTN. qu'une douzaine d'espèces voisines de *A. cristatum* L.

2. LE GENRE TRITICUM

Le genre *Triticum* peut être défini par ses épillets solitaires, sessiles, alternés sur les deux faces opposées d'un rachis aplati, comprenant trois à cinq fleurs par épillet. Les glumes sont ventruées. Les fleurs supérieures sont généralement stériles. Toutes les espèces sont annuelles. De l'ensemble de la tribu, le genre *Triticum* est de beaucoup le plus connu, sans doute en raison de son importance économique. Les botanistes et les agronomes s'y sont intéressés, chacun avec une optique différente. JONARD

(1936, 1951) retrace les différentes étapes qui ont permis d'aboutir aux classifications actuelles. Du point de vue de la Systématique, le problème est aujourd'hui presque résolu. Depuis 1753 où LINNÉ distinguait 5 espèces jusque vers 1918 les nombreuses classifications sont établies généralement d'après les caractères morphologiques de l'épi. Ce sont les recherches cytologiques entreprises au cours des trente cinq dernières années qui ont permis de résoudre quelques-uns des derniers points obscurs. SAKAMURA, puis SAX effectuent les premiers dénombrements chromosomiques et divisent le genre en trois groupes ayant respectivement $n = 7, 14$ et 21 chromosomes, division qui se superposait, dans l'ensemble, à certaines classifications établies d'après les caractères morphologiques et notamment à celle de SCHULZ (1913). FLAKSBERGER utilise ce nouveau caractère dans sa classification (1939).

L'observation des chromosomes a également permis de retrouver comment les différentes étapes de l'évolution des Blés s'étaient produites et comment, à la suite de croisements, plusieurs espèces ou genres avaient contribué à la synthèse des espèces actuellement cultivées ; des mises au point sur ce sujet ont été publiées par SEARS (1948), puis par KIHARA (1954). Toutes les espèces de Blé ont un nombre de chromosomes n égal à 7 ou à un multiple de 7, et présentent, d'autre part, un grand nombre de caractères communs : toutes possèderaient un même génome A, les Blés diploïdes étant de formule AA ; les Blés tétraploïdes dériveraient de croisements entre les anciens Blés diploïdes et d'autres genres, la polyploïdie ayant assuré la stabilisation de ces hybrides ; les Blés hexaploïdes dériveraient des Blés tétraploïdes par un processus analogue. L'ensemble du genre *Triticum* constituerait une série allopolyploïde ($2n = 14, 28$ et 42), chaque groupe dérivant du précédent et l'on peut, en effet :

1° Croiser entre elles toutes les espèces à l'intérieur d'une même série ; les hybrides F_1 ne forment normalement que des bivalents en M_1 et ils sont fertiles (signalons cependant une exception : les hybrides entre *T. Timopheevi* ou *T. armeniacum* et les autres espèces tétraploïdes présentent des appariements irréguliers et sont plus ou moins stériles) ;

2° Croiser les différentes séries entre elles ; dans ce cas, on obtient :

— Blés diploïdes $\times$ Blés tétraploïdes, F_1 triploïdes, $2n = 21$; ces hybrides donnent en moyenne $7\ II + 7\ I$ en M_1

— Blés tétraploïdes $\times$ Blés hexaploïdes, F_1 pentaploïdes, $2n = 35$. Ces hybrides donnent en moyenne $14\ II + 7\ I$ en M_1 .

— Blés diploïdes $\times$ Blés hexaploïdes, F_1 tétraploïdes, $2n = 28$. Ces hybrides donnent en moyenne $7\ II + 14\ I$ en M_1 .

L'étude des générations ultérieures permet, en outre, de constater que ceux des descendants qui possèdent le même nombre de chromosomes que les parents ou les F_1 en sont morphologiquement très voisins, et que

ceux qui possèdent des nombres aneuploïdes non multiples de 7 sont peu fertiles ou peu viables.

L'étude des hybrides interspécifiques chez le Blé a fait l'objet de très nombreuses publications qu'il est impossible de détailler ici. Deux écoles y ont surtout contribué, animées par SEARS au Canada et par KIHARA au Japon.

Tous ces travaux ont permis d'établir la classification génomique des Blés telle que l'ont schématisée MAC FADDEN et SEARS (1946) (tableau I).

Quatre génomes ont contribué à la formation des différentes espèces de Blé.

1° Le génome A : il existe chez tous les *Triticum* et on ne l'a pas décelé ailleurs.

2° Le génome B : on le trouve chez la plupart des Blés tétraploïdes et chez les Blés hexaploïdes ; on n'en connaît pas encore l'origine et plusieurs hypothèses ont été formulées.

CAMARA (1935) le considère comme un génome A modifié ; les Blés tétraploïdes dériveraient ainsi directement des diploïdes par autopolyploïdie. La diversification serait intervenue ensuite. Cette hypothèse semble peu probable ; pour de multiples raisons, ces Blés se rattachent plutôt à la catégorie des allopolyploïdes.

Le génome B doit donc provenir d'une autre espèce ; comme on l'avait supposé également présent chez les *Agropyrum* (à la suite de l'étude de certains hybrides entre *Triticum* et *Agropyrum*), SEARS (1946) a imaginé l'origine des Blés tétraploïdes, et particulièrement de *T. persicum*, dans le croisement *T. monococcum* $\times$ *A. triticeum* (*A. triticeum* GAERTN. = *Secale prostratum* PALL. = *Triticum prostratum* L. = *Agropyrum prostratum* P.B. est reconnu aujourd'hui comme *Eremopyrum triticeum* JAUB. et SPACH.). L'amphidiploïde de cet hybride aurait donné naissance au Blé des "cités lacustres", ancêtre de *Triticum persicum*. Or, le croisement *T. monococcum* $\times$ *E. triticeum* n'a jamais été réussi. De plus, *E. triticeum* possède des chromosomes à centromères subterminaux (planche 5, fig. 2), alors que les chromosomes du génome B (comme ceux des *Agropyrum*) sont à centromères médians ou submédians ainsi que l'ont démontré AVDULOV (1931), SARKAR (1955), MATSUMURA et SAKAMOTO (1955). Cette hypothèse semble donc également dénuée de fondement.

SARKAR et STEBBINS (1955) s'appuyant sur des critères essentiellement morphologiques croient voir dans *Aegilops speltoides* le « responsable » du génome B ; ceci reste encore à démontrer.

3° Le génome G : il existe chez *T. Timopheevi* et chez *T. armeniacum* considéré comme la forme sauvage du précédent. Ces deux espèces donnent en méiose des appariements aberrants quand on les croise avec

TABLEAU I

Classification des Blés d'après MAC FADDEN et SEARS, 1946.

		Série diploïde $2n = 14$		Série tétraploïde $2n = 28$		Série hexaploïde $2n = 42$	
		$n = 7$	Génome	$n = 14$	$n = 28$	$n = 21$	Génomes
Formes sauvages	Grain vêtu	Espèce		Espèce	Génomes	Espèce	Génomes
		T. agiloploïdes (Link) Bal.	A	T. dicoccoides Körn. T. armeniacum (Jakub) Makush.	AB		
	Grain nu	T. thadouar Reut. aucun	A	 aucun	AG	aucun	
Formes cultivées	Grain vêtu	T. monococcum L.	A	T. dicoccum Schrank T. Timopheevi Zhuk.	AB AG	T. spelta L. T. speltiiforme Asch. et Graebn. T. rigidum Schrad. (1) T. macha Dekap et Menab T. Vavilovi (Tuman) Jakub T. vulgare Vill.	ABC ABC ABC ABC ABC ABC
				T. turgidum L. T. persicum (Boiss.) Aitch. & Hemsl. T. polonicum L. T. durum Desf. T. pyramidale (Del.) Perc. T. orientale Perc.	AB AB AB AB AB AB		
	Grain nu	 aucun				T. compactum Host T. sphaerococcum Perc.	ABC ABC

(1) D'après DE CANDOLLE (1815) et REICHENBACH (1850), le nom *T. rigidum* Schrader se rapporte à un *Agropyrum* P. B. et non pas à un Blé.

les autres Blés tétraploïdes. KOSTOFF (1937) appelle ce second génome B et admet une homologie partielle entre B et β .

KIHARA et LILIENFELD (1935) le considèrent comme totalement différent et le dénomment G. C'est cette appellation qui est aujourd'hui admise. L'origine de ce génome est encore inconnue.

4° Le génome D(C des auteurs anglo-saxons) : dans le genre *Triticum* il n'existe que dans la série hexaploïde. Cette dernière serait d'origine relativement récente et aurait été formée spontanément à la suite de croisements entre des Blés tétraploïdes plus anciens et un *Aegilops*.

Cette hypothèse a été le point de départ de travaux très nombreux concernant la cytogénétique des *Aegilops* et de leurs hybrides avec les différents Blés. La Systématique du genre *Aegilops* a été traitée de la même manière que celle du genre *Triticum* et on en connaît aujourd'hui assez bien la phylogénie (cf. KIHARA, 1954).

MAC FADDEN et SEARS (1946) réalisent la synthèse de *T. spelta* en croisant *T. dicoccoides* avec *Ae. squarrosa*. KIHARA et LILIENFELD (1949) obtiennent des formes hexaploïdes très voisines des Blés tendres en croisant *T. persicum* avec *Ae. squarrosa*. Le traitement des F_1 à la colchicine a permis l'obtention des allopolyploïdes fertiles. Les hybrides entre ces Blés synthétiques et les formes naturelles correspondantes sont fertiles et présentent un très bon appariement en M_1 . Ils seraient susceptibles d'être utilisés comme géniteurs pour l'amélioration des variétés de Blés tendres actuellement cultivés de la même façon que l'ont été les hybrides interspécifiques pentaploïdes.

L'origine de certains Blés hexaploïdes est ainsi, en partie, reconstituée. Le génome D existe chez d'autres *Aegilops*, notamment chez *Ae. ventricosa* ($2n = 28$).

Cette classification génomique est assez séduisante et permet de représenter sous une forme simple l'ensemble du genre. Elle a permis de diriger et de faciliter les recherches entreprises sur les Blés. Elle se superpose aux classifications établies d'après d'autres critères et les complète. Grâce à l'étude et à l'observation des chromosomes chez le Blé, on a pu résoudre un certain nombre de problèmes. Toutefois, les formules génomiques sont des représentations simplifiées de ce qui se passe en réalité. La notion de génome et d'homologie de génomes est dangereuse à utiliser sans autres preuves. L'observation cytologique ne peut, à elle seule, justifier des conclusions définitives.

3. LE GENRE AGROPYRUM

Le problème est beaucoup plus complexe en ce qui concerne le genre *Agropyrum*. Les différentes espèces qui le constituent sont d'ailleurs assez mal définies du point de vue systématique.

Jusqu'au début du XIX^e siècle, on les a groupées avec celles du genre *Triticum* dont elles diffèrent essentiellement par la perennité. C'est PALISOT de BEAUVOIS qui, en 1812, dans son « Essai d'une nouvelle Agrostographie », reprenant l'ancienne appellation de GAERTNER, isole du genre linnéen *Triticum* le groupe pérenne et en fait un nouveau genre, le genre *Agropyron* (Blé sauvage), appellation qui fut latinisée par la suite en *Agropyrum*. Dans ce genre, l'auteur intégrait également quelques espèces annuelles voisines des *Agropyrum*, que l'on a tendance à isoler aujourd'hui sous le nom générique d'*Eremopyrum*. Cette division des *Triticum* en deux genres, instaurée par PALISOT de BEAUVOIS, est assez arbitraire ; elle sera contestée par un certain nombre de botanistes et notamment par DUVAL-JOUVE ; elle est néanmoins toujours utilisée aujourd'hui par tradition et pour éviter des confusions, tout au moins pour désigner le groupe pérenne dont font partie toutes les espèces spontanées en France que nous étudierons dans ce travail.

On peut définir ainsi le genre *Agropyrum* : plantes pérennes, à inflorescences en épi distique généralement assez lâche ; épillets sessiles ou brièvement pédicellés comprenant de 5 à 15 fleurs, dont les supérieures ordinairement mâles, tous comprimés, alternes, solitaires dans les excavations du rachis, appliqués contre l'axe sur une de leurs faces latérales ; glumes concaves, jamais ventrues, plus courtes que les glumelles ; glumelles sensiblement égales, adhérant au caryopse ; caryopse linéaire oblong, comprimé, canaliculé sur la face ventrale.

Aucun représentant de ce genre n'est pratiquement cultivé ; quelques types sont utilisés comme fourrage en Russie, au Canada et aux États-Unis, mais leur importance du point de vue économique est faible. L'intérêt suscité par les hybrides Blés × Chiendents a favorisé, mais seulement récemment, les recherches sur les *Agropyrum* puisque leur utilisation en tant que géniteur impliquait une sélection.

Le genre est très vaste (il groupe près d'une centaine d'espèces, pour la plupart originaires de Russie ou d'Asie Centrale et Occidentale et d'Amérique du Nord) et très hétérogène (on y a généralement inclus tout ce qu'on ne pouvait classer ailleurs dans la tribu des *Hordeae*).

A. — Relations avec les genres voisins.

On classait autrefois le genre *Agropyrum* dans la sous-tribu des *Triticeae*, à côté des genres *Triticum*, *Secale*, *Aegilops*, *Haymaldia* avec lesquels il se croise aisément. Outre les hybrides avec les *Triticum*, on peut en effet signaler les croisements réalisés par VERUSHKINE (1935) entre *A. intermedium* et différentes espèces d'*Aegilops* (*Ae. juvenalis*, *speltoides*, *crassa*, *triuristata*, *triuncialis*, *variabilis*), puis plus récemment

par MURAMATSU et SAKAMOTO (1956) entre *A. intermedium* et *Ae. longissima*, *cylindrica*, *variabilis*.

FAVORSKY (1935) puis LJUBIMOVA (1937) étudient le comportement en méiose, l'un de *Secale cereale* × *Agropyrum cristatum*, l'autre de *Secale cereale* × *A. glaucum*. Ce dernier hybride a été ré-étudié plus récemment par STEBBINS (1953) et par GAÛL (1953).

WHITE (1940) réussit le croisement *Haynaldia villosa* × *A. glaucum*.

Bien que morphologiquement plus voisin des représentants de la sous-tribu des *Triticeae* que ceux de la sous-tribu des *Elymineae*, le genre *Agropyrum* occupe en réalité une position intermédiaire : certaines espèces d'*Agropyrum* se croisent aisément avec quelques *Hordeum*, *Sitanion*, *Elymus*. Un certain nombre d'hybrides naturels ont été décrits ou étudiés cytologiquement.

Hordeum Rouxi ($2n = 49$) sans doute issu du croisement *H. secalinum* ($2n = 28$) × *A. repens* var. *littorale* ($n = 21$) (SIMONET, 1953).

Agropyrum pauciflorum ⁽¹⁾ ($n = 14$) × *H. nodosum* ($n = 14$), $2n = 28$ (STEBBINS, 1946a).

Agropyrum agroelymoides, $2n = 42$.

Agropyrum species « Calmudo », $2n = 42$, espèce fertile sans doute allopolyploïde issue du croisement entre un *Agropyrum* tétraploïde et un *Hordeum* diploïde (HUNTZIKER, 1955).

Agropyrum pauciflorum × *Sitanion jubatum* ($2n = 28$); *Agropyrum pauciflorum* × *Sitanion hystrix* ($2n = 28$); *Agropyrum pariskii* × *Sitanion jubatum* ($2n = 28$); *Agropyrum pauciflorum* × *Elymus glaucus* ($2n = 28$) (STEBBINS, 1946a).

Agropyrum trachycaulum × *Hordeum jubatum* ($2n = 28$) (BOYLE et HOLMGREN, 1955).

D'autres ont été réalisés expérimentalement :

Hordeum secalinum ($n = 14$) × *Agropyrum caninum* ($n = 14$) (SIMONET et DE CUGNAC, 1953).

Agropyrum scabrifolium ($n = 14$) × *Hordeum hexaploidum* ($n = 21$) (HUNTZIKER et COVAS, 1955).

Agropyrum pauciflorum ($n = 14$) × *Sitanion jubatum hystrix* ($n = 14$) (STEBBINS, 1946a).

Agropyrum pauciflorum ($n = 14$) × *Elymus glaucus* ($n = 14$) var. *Jepsoni* (STEBBINS, 1946a).

Agropyrum spicatum ($n = 7$) var. *inermis* × *Elymus glaucus* ($n = 14$) (STEBBINS, 1950).

Agropyrum agroelymoides ($n = 21$) × *Elymus glaucus* ($n = 14$) (HUNTZIKER, 1955).

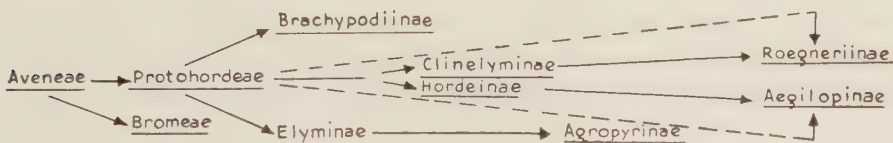
Agropyrum pariskii ($n = 14$) × *Elymus virginicus* ($n = 14$) var. *intermedius* (STEBBINS, 1956).

Agropyrum trachycaulum ($n = 14$) × *Hordeum jubatum* ($n = 14$) (BOYLE et HOLMGREN, 1955).

Elymus canadensis ($n = 14$) var. *brachystachys* × *Agropyrum spicatum* ($n = 7$); *Elymus virginicus* ($n = 14$) var. *intermedius* × *Agropyrum spicatum* ($n = 7$) (STEBBINS, 1956).

L'étude du comportement en méiose de ces différents hybrides révèle des associations chromosomiques aussi fréquentes que celles qui ont été observées chez les hybrides réalisés à l'intérieur de la sous-tribu des *Triticeae*. Ces associations chromosomiques proviendraient, en majeure partie, de l'autosyndèse des chromosomes des différentes espèces polyploïdes mises en cause.

NEVSKI (1933), dans son schéma évolutif de la tribu des *Hordeae*, isole totalement les *Agropyrum* qu'il fait dériver directement des *Elymus*.



(1) *A. pauciflorum* SCHWEIN = *A. trachycaulum* LINK. STEUD.).

Certaines espèces allopolyploïdes classées dans le genre *Agropyrum* pourraient dériver directement des *Elymus* par croisement et vice-versa : le fait a été démontré, pour quelques-uns d'entre eux, par STEBBINS et ses collaborateurs (1946, etc.) ; mais il est vraisemblable que d'autres genres appartenant à l'une ou à l'autre des deux sous-tribus aient contribué à la genèse des différentes espèces d'*Agropyrum*.

Pour le moment, à l'intérieur de la tribu des *Hordeae*, STEBBINS (1956) tend à grouper toutes ces espèces plus ou moins issues les unes des autres dans un genre unique, puisqu'il n'y a pas de barrières d'interstérilité absolues entre elles.

Dans ce vaste ensemble, les espèces spontanées en France forment un groupe assez homogène, *A. caninum* mis à part. Elles sont classées par NEVSKI dans le genre *Elytrigia* section *Holopyron* auquel appartiennent toutes les espèces croisées jusqu'ici avec le Blé : leur étude s'imposait donc ; il pouvait être utile d'envisager également leurs relations avec les espèces voisines, bien que celles-ci n'aient encore donné aucun résultat positif dans les croisements avec le Blé.

B. — Les espèces spontanées en France.

Du point de vue de la Systématique, le problème se présente encore aujourd'hui pratiquement tel qu'il se présentait à BOREAU en 1869, quand il écrivait dans sa publication « Revue des principales espèces d'*Agropyrum* croissant en Europe » :

« Dans la vaste famille des Graminées, il est peu de plantes dont l'étude présente autant de difficultés que les espèces du genre *Agropyrum*. Tant qu'il se résuma dans les groupes nommés par LINNE, *Triticum repens* et *Triticum junceum*, la distinction fut facile ; mais à mesure que des formes nouvelles furent mises en lumière, les difficultés s'accrurent d'autant plus que les caractères sur lesquels on chercha à les établir offraient moins de fixité. En effet, la couleur verte ou glauque, l'axe de l'épi lisse ou rude, l'absence, la présence ou la longueur des arêtes des fleurs sont des notes trompeuses, qui peuvent, en certains cas, aider à la détermination, mais qui sont impropres à caractériser les espèces. »

Les premiers travaux effectués sur les *Agropyrum* sont purement descriptifs et basés essentiellement sur la comparaison des caractères morphologiques. Les caractères invoqués sont généralement toujours les mêmes ; seule, leur importance relative varie selon les auteurs consultés. L'examen des flores et des monographies traitant des *Agropyrum* montre combien il est difficile de se faire une opinion à leur sujet : il y a de nombreuses synonymies et l'imprécision des diagnoses a facilité les confusions. Les trop nombreux travaux effectués dans le domaine de la Systématique avec des moyens d'investigation souvent réduits

rendent difficile toute discrimination en ce qui concerne la plupart des espèces. Une étude comparative de quelques-uns d'entre eux met en évidence les différences d'interprétation et souligne la complexité du problème.

Les premières diagnoses concernant les *Agropyrum* semblent dues à SCHEUCHZER qui ouvre son *Agrostographia* par la description de huit plantes identifiées à des *Agropyrum* par ses successeurs. L'imprécision de ces diagnoses ne confère toutefois à cet ouvrage qu'un intérêt purement historique.

LINNE (1753), dans sa première édition du « *Species Plantarum* », définit deux espèces, *Triticum repens* et *Triticum caninum*, dans le groupe des *Triticum* pérennes. Il remanie sa classification dans sa seconde édition (1763), élimine le *Triticum caninum* qu'il classe avec les *Elymus* et définit le *Triticum junceum*. Des imprécisions, quelques erreurs dans la description de son *Triticum junceum* ont entraîné des controverses. Elles n'ont pas toutefois eu de grandes conséquences ; *Triticum junceum* fut vite reconnu et rétabli en tant qu'espèce ; il est facilement identifiable par ses caractères morphologiques et par son habitat limité à une étroite bande de sable sur les dunes mobiles du littoral. Les botanistes de cette époque, et notamment LAMARCK (1791) et DE CANDOLLE (1815) reconnaissent généralement le même nombre d'espèces.

Deux auteurs, DESFONTAINES et PERSOON vont faire naître la confusion en créant, sans les décrire parfaitement, deux nouvelles espèces.

DESFONTAINES (1804) énumère un certain nombre d'espèces d'*Agropyrum* dont les espèces déjà mentionnées par LINNE, et une nouvelle espèce, *Triticum glaucum*, qu'il ne définit pas et qui sera identifiée par la suite à des types souvent bien différents, étant donné que la plupart des représentants du genre *Agropyrum* sont glauques.

PERSOON (1805) décrit succinctement un *Triticum pungens* et l'assimile à *T. junceum* AUCT. et à *T. repens* γ SMITH.

Ces deux espèces, *A. glaucum* et *A. pungens*, mal définies, seront identifiées de façons très diverses selon les auteurs.

HOST (1802-1809) reconnaît et décrit avec une grande précision sept espèces qu'il conserve d'ailleurs dans son édition de 1827. Celles-ci sont encore pour la plupart adoptées aujourd'hui : *littorale*, *glaucum*, *repens* L., *intermedium*, *junceum* L., *elongatum*, *caninum* L. (= *Elymus caninus* LINNE, *Sp. pl.*, p. 124). Ses *A. glaucum* et *A. intermedium* seront néanmoins par la suite tantôt réunis en une seule espèce, tantôt rapportés l'un ou l'autre à *A. glaucum* de DESFONTAINES. Notons également qu'il admet et représente deux formes chez *T. littorale*, l'une à glumelles mutiques, l'autre à glumelles aristées qui pourrait être assimilée au *T. pungens* de PERSOON.

DE CANDOLLE (1815), dans le « Supplément de sa Flore française »,

reprend la classification des *Agropyrum*, définit le *Triticum acutum* généralement confondu jusqu'alors avec les *T. junceum* et *T. glaucum*, reconnaît le *T. junceum* qu'il avait exclu entre temps, adopte les *T. glaucum* DESF., *T. rigidum* SCHRAD., *T. pungens* PERS., ce qui porte à sept le nombre d'espèces admises par cet auteur :

T. junceum L. (LINNE, *Sp. pl.*, p. 128, LAM., *Dict.*, 2, p. 562 = *Festuca juncea* MOENCH.).
T. repens L. (LINNE, *Sp. pl.*, p. 128, LAM., *Dict.*, 2, p. 562, SCHREB. *Gram.*, t. 26).
T. sepium LAM. (*T. sepium* LAM., *Dict.* 2, p. 563 = *T. caninum* SCHREB. *spic.* 51 = *Elymus caninus* L. *Sp. pl.*, p. 124).
T. glaucum DESF. (*T. distichum* SCHLEICH. *exs.* 3, n° 22 = *T. intermedium* var. v GAUD. *Agr.*, 1, p. 346).
T. acutum DC (*cat Hort. monsp.*, p. 153).
T. rigidum (β *T. rigidum* SCHRAD. *Fl. germ.* 1, p. 392, *T. elongatum* SCHLEICH. *excis* 2, n° 22 = *T. elongatum* HOST = *T. intermedium* GAUD.).
T. pungens (LOIS. *Nol.*, 29, PERS. 1, p. 109 = *T. intermedium* GAUD. *Agr.*, 345).

REICHENBACH (1834-1850) décrit dans le groupe des espèces spontanées en France huit espèces :

A. caninum R. S. (*T. caninum* SCHREB. = *E. caninus* L. = *T. sepium* LAM. = *Festuca nutans* MOENCH.).
A. repens P. B.
A. littorale HOST (= *T. repens* var. *maritimum* KOCH et ZIZ.).
A. glaucum R. et S. (= *T. intermedium* HOST).
A. pungens R. et S.
A. acutum R. et S.
A. junceum P. B. (= *Bromus truncatus* SCOP. = *T. farctum* VIV. = *Festuca juncea* MOENCH. — *T. glaucum* DEC.).
A. rigidum R. S. (= *T. rigidum* SCHRAD. = *T. junceum* β *giganteum* = *T. elongatum* HOST = *T. giganteum* RETZ = *T. pilosum* SEEMS).

GODRON (1854) établit trois nouvelles espèces, *Triticum pycnanthum* GODR., *Triticum Pouzolzii* GODR., *Triticum latronum* GODR.

GRENIER et GODRON (1855-1856) ramènent *Triticum latronum* au rang de variété (*microstachyum* G. G.) dans *Agropyrum glaucum*, conservent les deux premières espèces, en créent une nouvelle : *Agropyrum campestre* G. et G. confondue jusqu'alors, la plupart du temps, avec *Agropyrum glaucum*. Dix espèces sont ainsi décrites :

A. junceum P. B.
A. scirpeum PRESL. *Cyp. et Gram. Sic.*, 49.
A. acutum ROEM. et SCHULT. (*Syst.* 2, p. 751) = *T. acutum* D. C.
A. pungens ROEM. et SCHULT. (*Syst.* 2, p. 753 (excl. var.) = *T. pungens* PERS.).
A. pycnanthum GODR. et GREN. = *T. glaucum* BREB. *Fl. Normandie non DESF. nec D. C.*
A. campestre GODR. et GREN. = *A. glaucum* REICHB. (non DESF.).
A. glaucum ROEM. et SCHULT. *Syst.* 2, p. 752 = *T. glaucum* DESF., D. C. = *T. rigidum* var. α D. C. *Fl. fr.* 5, p. 282 (non SCHRAD.) = *T. intermedium* HOST.
A. Pouzolzii GODR. et GREN.
A. repens P. B. *Agrost.*, p. 102.
A. caninum ROEM. et SCHULT. *Syst.* 2, p. 756.

A. littorale et *A. elongatum* HOST sont exclus de sa classification. *A. pycnanthum* pourrait correspondre à la première de ces espèces. L'*A. scirpeum* décrit se rapproche de l'*A. elongatum* HOST P. B. ; il en diffère cependant par un certain nombre de caractères et notamment par sa souche « un peu rampante ».

BOREAU en 1869, par souci de précision, décrit un grand nombre d'espèces sans trop se préoccuper des synonymies possibles. Pour les espèces pouvant être considérées comme telles, il adopte à peu près

- . Épis, grêles.
 - Épillets linéaires, glumes obtuses ou obliquement tronquées *T. glaucum* GODR.
(= *A. intermedium* (HOST) P. B.)
 - Épillets étroits, lancéolés ; glumes obtusiuscules avec mucron *T. acutum* D. C.
- 8 Feuilles non ridés en dessus, moins finement pubescentes et veloutées *T. junceum* L.
- + Souche fibreuse, nullement rampante.
- × Feuilles à nervures larges et saillantes.
 - o Glumes et glumelles nerviées, obtuses ou obliquement échancrées *T. elongatum* HOST
 - o Glumes et glumelles presque éterniées, très aiguës ou barbuées *T. Rouxii* (GREN.) D. J.
- × Feuilles à nervures fines *T. caninum* L.

T. repens, *T. littorale*, *T. intermedium* présentent toute une série de variations parallèles.

Un autre fait intéressant, que nous transcrivons ci-dessous, et que nous avons noté dans ce travail de DUVAL-JOUE, est sa prise de position en ce qui concerne *T. littorale* HOST :

« Des comparaisons sans nombre faites sur les formes à peine acuminées et sur les plus longuement barbuées de l'*A. pungens* GODR. nous ont démontré jusqu'à la plus complète évidence qu'il y a transition entre toutes ces formes et celles du *T. pycnanthum*, comme entre les formes mutiques et les formes aristées des *T. campestre* et *T. repens*, et qu'ainsi cette plante présente une série de variations parallèles à celle de ses congénères... Et enfin, des coupes très nombreuses opérées sur toutes ces diverses formes nous ont montré une parfaite identité de structure et, par suite, l'impossibilité de ne pas ramener les *A. pungens* GODR. et *pycnanthum* GODR. à une seule espèce. Or, cette espèce a déjà été décrite et admirablement figurée dans tous ses détails et ses formes extrêmes par HOST... ; et dès lors, il n'y a qu'à lui rendre son nom princeps et excellent : *T. littorale* HOST. »

DUVAL-JOUE tente d'utiliser la structure anatomique des feuilles, des rhizomes, des chaumes en tant que caractère spécifique. Nous relevons dans sa publication de 1870 :

« Après avoir constaté que l'étude anatomique des Graminées révèle des différences très grandes entre espèces du même genre, j'ai été amené à rechercher si, dans les genres difficiles, ces différences anatomiques ne pourraient pas être utilement appelées au secours ou au contrôle de celles qu'on tire des caractères extérieurs. Et naturellement encore, ma pensée s'est portée sur les *Agropyrum*, réputés difficiles parmi les Graminées françaises. »

Ceci l'amène aux conclusions suivantes :

« *T. Rouxii*... est un type en dehors des autres et sans intermédiaire qui le rattache à eux.

T. caninum, *elongatum* et *junceum* sont des types très tranchés et relativement peu variables.

T. acutum... se rapproche par l'aspect général du *T. junceum* et par les détails de son organisation, du *T. littorale*.

T. repens type très distinct se rapproche, dans quelques-unes de ses variations, du *T. intermedium* mais s'en tient encore à grande distance.

T. intermedium (*A. campestre*) et *T. littorale* n'ont entre eux que des différences très minimes et paraissent dériver d'un type unique...

T. glaucum et *T. Pouzolzii* ont une forme très voisine des deux précédentes et leurs rapports avec elles doivent être plus sévèrement déterminés... par une étude suivie des formes intermédiaires. »

Dans une note publiée en 1875, il confirme certaines de ces conclusions, admet, un des premiers, l'existence d'hybrides naturels parmi les *Agropyrum* et considère notamment le *T. acutum* D. C. comme issu de croisement (*T. junceum* L. $\times$ *T. littorale* Host) en raison de ses caractères, de son habitat et de la mauvaise conformation de son pollen.

Il émet pratiquement la même opinion en ce qui concerne *T. Rouxii*, élimine *T. Pouzolzii* qu'il rattache à *T. intermedium*. Ceci réduit à sept le nombre d'espèces définies par DUVAL-JOUE.

HUSNOT (1896-1899) reprend à peu de chose près la classification de DUVAL-JOUE. Il définit six espèces *A. elongatum*, *A. junceum*, *A. repens*, *A. glaucum*, *A. littorale*, *A. campestre* et adopte l'hypothèse du croisement (*A. junceum* $\times$ *A. littorale*) pour l'*A. acutum*. Il isole néanmoins l'*A. caninum* dans un nouveau genre, le genre *Goulardia*, et l'*A. Rouxii* dans le genre *Rouxia* tout en admettant l'hypothèse de DUVAL-JOUE quant à son origine hybride.

COSTE (1906) rétablit *A. pungens* R. et S., *A. acutum* R. S., *A. Rouxii* (G.) CAM. en tant qu'espèces. Il ne mentionne pas la présence d'hybrides naturels au sein du genre *Agropyrum*.

Sa classification diffère de celle de DUVAL-JOUE plus par l'importance relative des caractères utilisés que par les caractères eux-mêmes.

ROUY (1913) adopte un système de classification un peu plus complexe. Ses grandes divisions sont conformes aux coupures établies par HUSNOT, mais il les réduit au rang de sous-genres à l'intérieur du genre *Agropyrum* : sous-genres *Goulardia*, *Eu. Agropyrum*, *Rouxia* qu'il divise à leur tour en un certain nombre de sections. Il fait intervenir la notion de race à l'intérieur des espèces. Les caractères invoqués pour définir ces races sont généralement assez subjectifs ; mais ce système de classification lui a permis de résoudre aisément le problème des synonymies souvent difficile à établir.

Il décrit ainsi neuf espèces :

A. caninum P. B.

A. elongatum P. B. auquel il ajoute deux races *A. scirpeum* PRESL. et *A. corsicum* ROUY reconnus jusqu'alors généralement comme synonymes de l'espèce principale.

A. repens P. B.

A. coesium PRESL. — Cet *Agropyrum* qu'il rétablit en tant qu'espèce a généralement été considéré auparavant comme une des nombreuses variétés de l'*A. repens*. Il lui adjoint deux races *A. littoreum* ROUY et *A. Koeleri* ROUY, la première pouvant être rapportée à l'*A. pungens* de GOD., la seconde à une forme maritime de l'*A. repens*.
A. Pouzolzii qu'il rétablit en tant qu'espèce avec une race, *A. rotiboelloides* ROUY.
A. pycnanthum G. G. qu'il rapporte au *T. littorale* HOST.
A. campestre G. G.
A. intermedium P. B. qu'il rapporte au *T. glaucum* DESF. avec une race *A. Savignonii* NOT.

Il définit également un certain nombre d'hybrides naturels *A. acutum* R. et SCH. (*A. junceum* × *A. littoreum*), *A. acuteforme* ROUY (*A. junceum* × *A. Kæleri*), *A. Duvallii* ROUY (*A. junceum* × *A. pycnanthum*) et *A. Rouxii*.

FOURNIER (1946) suit COSTE d'assez près pour établir la classification, adopte dans la plupart des cas la nomenclature de ROUY.

Il mentionne un certain nombre d'hybrides naturels :

- 1) *A. junceum* × *A. repens littoreum* = × *acutum* R. S. et × *pungens* R. et S.
- 2) *A. junceum* × *A. repens Koeleri* = × *acuteforme* ROUY.
- 3) *A. junceum* × *A. pycnanthum* = × *A. Duvallii* ROUY.
- 4) *A. intermedium* × *A. repens* = × *A. apiculatum* (TSCHERN). P. FOURN.
- 5) *A. elongatum scirpeum* × *Hordeum maritimum* = *Agropyrordeum* P. FOURN. = *A. Rouxii* (DUV. J. GREN.).

Il divise le groupe *A. repens* en de nombreuses sous-espèces et variétés et lui rattache entre autres *A. littoreum* (SCHUM.) Ry., *A. caesium* PRESL., *A. Kæleri* ROUY. Il définit ainsi huit espèces principales :

A. caninum (L.) P. B.
A. repens (L.) P. B.
A. campestre G. et G.
A. Pouzolzii G. et G.
A. intermedium (HOST) P. B. qu'il rapporte au *T. glaucum* DESF. avec une forme velue *A. Savignonei* DE NOT.
A. pycnanthum G. et G. qu'il rapporte au *T. littorale* HOST.
A. junceum (L.) P. B.
A. elongatum (HOST) P. B. auquel il rattache deux formes voisines *A. corsicum* ROUY et *A. scirpeum* PRESL.

PRAT (1931) utilise les caractères épidermiques pour « compléter et perfectionner l'ensemble des procédés actuellement employés » en Systématique. Comme DUVAL-JOUE, il fait appel aux *Agropyrum* en raison de leur complexité ; nous relevons dans son étude sur « L'épiderme des Graminées » :

« Les espèces françaises d'*Agropyrum* nous fournissent un premier exemple d'application de l'étude des épidermes à la Systématique. La variété des dispositions épidermiques qu'elles offrent permettra d'éprouver la valeur des diverses catégories de caractères distinctifs. D'autre part, dans ce genre très complexe plus que dans d'autres, il peut être utile de compléter les procédés de détermination usuels par de nouveaux moyens d'identification et de contrôle. »

Ceci l'amène à établir trois sections.

1^o La section *Juncea* comprend une seule espèce très constante, *A. junceum* P. B.

2^o La section *Repentia* comprend une seule espèce très polymorphe,

A. repens P. B., avec de nombreuses variétés reconnaissables au développement des arêtes ou à la pilosité.

3° La section *Intermedia* comprend de nombreuses formes méritant le nom d'espèces par l'importance de leurs caractères différentiels : *A. glaucum* R. S., *A. campestre* G. G., *A. pycnanthum* G. G., *A. caesium* PRESL., *A. Pouzolzii* G. G., *A. elongatum* P. B., *A. Savignonii* DE NOT.

Notons également que PRAT rapproche *A. caninum* (L.) P. B. (qu'il range dans le genre *Goulardia*) de la section *Repentia* et qu'il trouve des affinités entre le genre *Eremopyrum* et la section *Intermedia*.

Dans le domaine de la caryosystématique, le nombre de chromosomes a pu être utilisé comme caractère d'appoint pour différencier les espèces.

Les *Agropyrum* constituent en effet, comme les Blés, une série polyploïde ayant $x = 7$ pour nombre de base, avec les répartitions suivantes $2n = 14, 28, 35, 42, 49, 56, 70$. Aucune espèce à 70 chromosomes n'est spontanée en France.

Les premiers dénombrements ont été effectués par STOLZE (1925), PETO (1929, 1930, 1936), SIMONET (1934, 1935, 1953), PARDI (1937), SIMONET et GUINOCHET (1938).

On peut répartir ainsi les espèces spontanées en France :

1° Espèce diploïde, $2n = 14$.

A. elongatum (Host) P. B.

2° Espèces tétraploïdes, $2n = 28$.

A. junceum (L.) P. B. *subsp. boreo-atlanticum* S. G.

A. caninum (L.) P. B.

3° Espèces hexaploïdes, $2n = 42$.

A. repens (L.) P. B.

A. littorale (Host) P. B.

A. intermedium (Host) P. B. (*A. glaucum* DESF.).

A. junceum (L.) P. B. *subsp. mediterraneum* S.

4° Espèce octoploïde, $2n = 56$.

A. campestre G. G.

Les dénombrements chromosomiques ont permis également de confirmer les hypothèses émises par quelques systématiciens en ce qui concerne l'existence d'hybrides naturels auxquels on avait donné rang d'espèces : SIMONET (1934-1935), OSTERGREN (1940), GODLEY (1947-1951).

Parmi ces hybrides, un certain nombre sont aisément reconnaissables au fait qu'ils contiennent un multiple impair du nombre de base 7. Ces types chromosomiquement non équilibrés peuvent être considérés comme issus de croisements entre espèces d'*Agropyrum* possédant des nombres de chromosomes différents.

On peut distinguer :

1° Des hybrides pentaploïdes : $2n = 35$. *A. acutum* R et S.

SIMONET (1934) le considère comme issu du croisement *A. junceum* (L.) P. B. $n = 14 \times A. pungens$ ROEM. et *S. n = 21* (sensu COSTE)

Les différentes races ou formes d'*A. acutum* décrites dans quelques flores, *A. affine* DETH., *A. Duvallii* ROUY, *A. acuteforme* ROUY pourraient provenir du croisement entre le même *A. junceum* et d'autres espèces d'*Agropyrum* hexaploïdes. Certaines d'entre elles ont été étudiées par :

OSTERGREN (1940) *A. junceum* (L.) P. B. $\times A. repens$ (L.) P. B., et par GODLEY (1951) *A. pungens* ROEM. $\times A. junceum$ (L.) P. B., *A. repens* L. $\times A. junceum$ (L.) P. B.

2° Des hybrides heptaploïdes $2n = 49$.

De tels hybrides ont été décrits par :

SIMONET (1935) : *A. Tallonii* S. (*A. repens* $n = 21 \times A. campestre$ $n = 28$) ; OSTERGREN (1940) (*A. junceum* $n = 28 \times A. repens$ $n = 21$).

L'hybride décrit par OSTERGREN serait issu de la fécondation d'un gamète femelle non réduit. Ces formes à $2n = 49$ sont très fréquentes à l'état spontané.

Des croisements peuvent également se produire entre espèces possédant le même nombre de chromosomes. SIMONET (1935) signale l'hybride *A. Duvallii* ROUY var. *mediterraneum* sans doute issu du croisement (*A. junceum* var. *mediterraneum* $\times A. littorale$), mais dans ce cas précis, le seul dénombrement chromosomique n'apporte aucun élément positif pour la discrimination entre espèces et hybrides ; l'étude de la méiose est indispensable. Peu de travaux ont été publiés dans ce domaine en matière d'*Agropyrum*. Ils seront discutés ultérieurement.

Tous ces croisements se réalisent fréquemment dans la nature. Ils donnent naissance à des types intermédiaires, généralement stériles, chromosomiquement déséquilibrés qui se maintiennent par voie végétative. Ces nouvelles formes présentent souvent un fort hétérosis et elles prennent parfois un tel développement qu'elles éliminent les espèces parentes. C'est ainsi que l'*A. acutum* sur certaines plages du littoral, est beaucoup moins rare que ses parents présumés. Il n'occupe toutefois pas une position aussi avancée que l'*A. junceum* sur les dunes, mais il a colonisé l'aire intermédiaire.

En matière de génétique, les travaux concernant les *Agropyrum* sont peu nombreux. GODLEY (1947), dans une thèse non publiée, étudie la disjonction d'un certain nombre de caractères intraspécifiques (longueur des barbes des glumelles, couleur du feuillage, pilosité du rachis), chez quelques *Agropyrum* britanniques : *A. pungens*, *A. caninum*, *A. repens*. Du point de vue taxinomique, ceci l'amène, entre autres, à réunir en une seule espèce *A. pungens* PERS. et *A. littorale* DUM. Contrairement à DUVAL-JOUE, il accorde la priorité à PERSOON et adopte *A. pungens* PERS. comme nom spécifique. Signalons également dans ce même travail, une étude cytogénétique : l'auteur analyse, assez succinctement d'ailleurs,

le comportement à la diacinèse et à l'anaphase I des chromosomes d'*A. repens*, *A. pungens*, *A. junceum* et de deux hybrides naturels à $2n = 35$ (*A. pungens* $\times$ *A. junceum*) et (*A. repens* $\times$ *A. junceum*).

Les difficultés qu'ont eues les botanistes dans l'étude des *Agropyrum* traduisent la complexité naturelle d'un genre en pleine évolution dont la variabilité a plusieurs causes : polyploïdie, allogamie, stérilité, importance de la multiplication végétative, permettant ainsi à l'hybridation interspécifique de jouer un rôle important. Enfin, les milieux souvent extrêmes et très variables où vivent la plupart des *Agropyrum* peuvent accentuer encore l'impression de confusion.

4. LES HYBRIDES TRITICUM $\times$ AGROPYRUM

Les premiers travaux réalisés avec un plan d'ensemble l'ont été en Russie, à partir de 1928, par TZITZIN qui croise avec succès plusieurs espèces et variétés de Blé avec *A. glaucum* DESF. (= *A. intermedium* (HOST) P. B.) et une espèce continentale indigène en Russie, ayant $2n = 70$ chromosomes. Cette espèce est désignée comme *A. elongatum* (HOST) P. B. par de nombreux auteurs et notamment par les Russes. Or, l'espèce décrite sous ce nom par HOST est une plante littorale méditerranéenne à $2n = 14$ (SIMONET, 1935) à laquelle nous réserverons le nom d'*A. elongatum* (HOST) P. B. Nous désignerons sous le nom provisoire d'*A. (elongatum 10x)* l'espèce russe à $2n = 70$ qui a été croisée avec le Blé.

Des résultats comparables sont publiés par VERUSHKINE et SCHESCHURDINE. Bien qu'ayant saisi les possibilités d'utilisation de tels hybrides comme plantes fourragères, les Russes ont surtout cherché à obtenir des Blés pérennes, destinés aux terres froides et salées du nord de la Russie. La valeur boulangère des premiers hybrides obtenus s'était révélée supérieure à celle des Blés $\times$ Seigles et même à celle de certains Blés. Ces différents auteurs signalent de grosses différences notamment en matière de fertilité des F_1 selon le sens du croisement (le Blé a généralement été choisi comme parent femelle), la souche d'*Agropyrum*, l'espèce ou la variété de Blé utilisées. VAKAR, KIJNIK, SIPKOV, SAPEHIN étudient les différents croisements du point de vue cytologique et supposent que les Blés cultivés et les *Agropyrum* ont une origine commune. Ces premières conclusions concernant les relations phylogéniques des Blés et des *Agropyrum* ont été fortement contestées.

A la suite de ces travaux, de nombreux pays étrangers élaborent de vastes programmes de croisements.

Au Canada, dès 1935, la Station de Recherches sur les Plantes Fourragères d'Ottawa et le laboratoire des fourrages de Saskatoon commencent les premiers croisements entre *Triticum* et *Agropyrum* en col-

laboration avec PETO qui intervient pour l'étude cytologique et pour la création des amphidiploïdes (cf. PETO, PETO et BOYES, PETO et YOUNG). Parmi les *Agropyrum* essayés, les espèces signalées par les Russes, et particulièrement *A. (elongatum 10x)* et *A. glaucum* R. et S. (= *A. intermedium* HOST) ont pu être croisées avec des Blés tétraploïdes ou hexaploïdes. Les recherches, dont les résultats sont publiés par ARMSTRONG, ARMSTRONG et MAC LENNAN, JOHNSON et MAC LENNAN, JOHNSON, WHITE ont été surtout orientées vers la création de fourrages verts à gros grains résistant au froid et à la sécheresse. Les hybrides avec *A. (elongatum 10x)*, partiellement fertiles, sont suivis en sélection généalogique, les hybrides avec *A. glaucum*, stériles, sont recroisés par le parent Blé ou traités à la colchicine pour obtenir des amphidiploïdes.

Aux États-Unis, SMITH tente de croiser avec les Blés 15 espèces d'*Agropyrum*. Il obtient des hybrides ⁽¹⁾ avec *A. (elongatum 10x)*, *A. intermedium* et *A. trichophorum* (LINK.) RICHT (considéré comme une sous-espèce du précédent). D'un autre côté, SANDO réussit un certain nombre de croisements, particulièrement entre *A. trichophorum* et *T. Timopheevi*, *T. persicum*, *T. durum* et *T. macha*.

Ces hybrides semblent avoir été utilisés en vue de la création de Blés résistant à la Rouille noire et ils ont fait l'objet d'études cytologiques (LOVE et SUNESON, SUNESON et POPE, POPE et LOVE). THOMPSON et GRAFIUS étudient également deux générations de recroisement issues de *T. vulgare* VILL. $\times$ *A. trichophorum* LINK. La présence de plantes sesquidiploïdes provenant de gamètes femelles non réduits dès la première génération de recroisement permet d'arriver très rapidement à une bonne fertilité. Malgré un retour rapide au parent Blé, certains caractères de l'*Agropyrum* sont conservés.

De nombreux hybrides Blés $\times$ Chiendents ont été obtenus également en Allemagne, dans le laboratoire du Professeur RUDORF, particulièrement avec *A. intermedium* (HOST) P. B. Ils ont été étudiés cytologiquement par OHLENDORF et par GAÜL, et sélectionnés pour la résistance aux Rouilles brune, jaune et noire.

OSTERGREN en Suède, signale un hybride *T. turgidum* $\times$ *A. junceum* (L.) P. B. Il a été étudié cytologiquement mais ne semble avoir fait l'objet d'aucune sélection.

En France, les premiers hybrides entre *Agropyrum* et *Triticum* sont réalisés par SIMONET et DE GUGNAC à partir d'*A. (elongatum 10x)*.

Au moins sur le plan pratique, l'ensemble de ces travaux sur les hybrides *Triticum* $\times$ *Agropyrum* n'a pas encore donné de résultat important. Les recherches actuelles en matière de sélection portent principalement sur les possibilités d'utilisation de certains facteurs de résistance (notamment aux Rouilles) portés par les *Agropyrum*.

⁽¹⁾ Les plantules issues du croisement avec *A. cristatum* sont mortes prématurément.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1° MATÉRIEL ET TECHNIQUES DE CROISEMENT

Les études effectuées sur les *Agropyrum* ont porté :

1. Sur un certain nombre de clones pour chacune des espèces.

Ces clones ont été récoltés en France, dans diverses régions et multipliés végétativement en pots à Versailles. Les différentes origines de ces clones sont notées dans le tableau II.

2. Sur quelques souches issues de semis.

Les souches d'*A. intermedium* 75 et 75 bis, la souche d'*A. repens* 27 proviennent de graines reçues du Canada.

Les souches 9/5 et 104/7 sont issues de l'autofécondation de clones cultivés à Versailles.

TABLEAU II

Clones d'Agropyrum prélevés en France :
Résultats de l'analyse chromosomique.

Nombre 2n observé	Espèce (ou hybride naturel)	Nombre de clones analysés	Départements d'origine
14	<i>A. elongatum</i> (Host) P. B.	1	Var
28	<i>A. caninum</i> (L.) P. B.	2	Ariège, Hautes-Pyrénées
	<i>A. junceum boreo-atlanticum</i> (L.) S.G.	7	Loire-Atlantique, Charente Mme, Gironde, Landes
35	× <i>A. acutum boreo-atlanticum</i> <i>A. (junceum b. a. × A. littorale)</i>	5	Loire-Atlantique
42	× <i>A. acutum mediterraneum</i> (<i>A. junceum med × A. littorale</i>)	2	Hérault, Var
	<i>A. junceum mediterraneum</i> (L.) S.	4	Hérault, Bouches-du-Rhône
	<i>A. littorale</i> (Host) Dum.	4	Loire-Atlantique, Hérault, Var
	<i>A. intermedium</i> (Host) P. B.	4	Puy-de-Dôme
	<i>A. repens</i> (L.) P. B.	14	Hérault, Puy-de-Dôme, Maine-et-Loire, Seine-et-Oise
49	Formes non identifiées et × <i>A. Tallonii</i> (<i>A. campestre × A. repens</i>)	24	Alpes-Maritimes, Bouches-du-Rhône, Hérault, Puy-de-Dôme, Maine-et-Loire, Loire-Atlantique, Oise
56	<i>A. campestre</i> G. G.	14	Alpes-Maritimes, Hérault, Indre-et-Loire

Pour chacune des souches obtenues et après identification, nous avons déterminé le nombre de chromosomes ; tous les clones inventoriés sont classés dans le tableau II.

On peut remarquer la forte proportion de formes spontanées à 49 chromosomes. La plupart de ces types peuvent être rattachés au groupe (*A. campestre* × *A. repens*). Ils croissaient en réalité au milieu de ces deux espèces. Quelques-uns avaient été identifiés à des *A. campestre* parce qu'ils en étaient morphologiquement très voisins. Trois d'entre eux croissaient sur le littoral.

L'étude détaillée de ces formes, vraisemblablement hybrides, n'a pas été envisagée dans ce travail.

Afin de faciliter l'interprétation des méioses et la compréhension des relations phylogéniques entre les différentes espèces, un certain nombre d'hybridations interspécifiques ont été tentées (tableau III), et les six croisements réussis ont fait l'objet d'une étude particulière.

TABLEAU III
Hybridations entre espèces d'Agropyrum.

Croisement	Contribution gamétique des espèces parentes		Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de grains	Nombre de plantes	Année du croisement
	♀	♂				
<i>A. elongatum</i> × <i>A. junceum med</i>	7	21	20	0	0	1957
<i>A. junceum med.</i> × <i>A. elongatum</i>	21	7	38	0	0	1957
<i>A. elongatum</i> × <i>A. intermedium</i>	7	21	170	50	0	1951
<i>A. intermedium</i> × <i>A. elongatum</i>	21	7	42	4	0	1952
<i>A. junceum b. a.</i> × <i>A. elongatum</i>	14	7	24	4	?	1957
<i>A. junceum b. a.</i> × <i>A. repens</i>	14	21	56	15	?	1957
<i>A. junceum b. a.</i> × <i>A. intermedium</i> ..	14	21	28	0	0	1957
<i>A. junceum med.</i> × <i>A. repens</i>	21	21	16	0	0	1957
<i>A. junceum med.</i> × <i>A. littorale</i>	21	21	—	—	2	1949
<i>A. junceum med.</i> × <i>A. intermedium</i> ..	21	21	84	23	6	1951
<i>A. junceum med.</i> × <i>A. campestre</i>	21	28	60	6	3	1950
<i>A. intermedium</i> × <i>A. littorale</i>	21	21	42	12	5	1952
<i>A. repens</i> × <i>A. intermedium</i>	21	21	182	0	0	1957
<i>A. littorale</i> × <i>A. repens</i>	21	21	118	0	0	1957
<i>A. campestre</i> × <i>A. repens</i>	28	21	72	7	1	1950
<i>A. campestre</i> × <i>A. intermedium</i>	28	21	64	40	10	1952
<i>A. junceum m.</i> × <i>A. (elongatum 10 x)</i> ..	21	35	18	4	0	1950

Les espèces ou variétés de Blé utilisées dans les croisements avec les *Agropyrum* sont les suivantes :

1^o Série diploïde :

Triticum monococcum var. *flavescens* (KORN.) L., $2n = 14$ et $4x = 28$.

2^o Série tétraploïde :

Triticum dicoccum SCHRANK (Amidonniér blanc barbu).

Triticum durum (BOISS.) var. *mahmoudi*.

Triticum persicum (BOISS.) var. *rubiginosum*.

Triticum polonicum L. (*Polonicum* à épis longs).

Triticum Timopheevi ZHUK.

Triticum turgidum L. (Poulard blanc lisse).

3° Série hexaploïde :

Triticum vulgare VILL. ⁽¹⁾.

Blés d'hiver : Vilmorin 27, Blé des Dômes, Étoile de Choisy.

Blés alternatifs : Docteur Mazet, Hybride de Bersée, Magdalena.

Blés de printemps : Fylgia, Progress.

En raison de la tardivité de la plupart des espèces d'*Agropyrum*, il est nécessaire de retarder l'époque de floraison des Blés afin de pouvoir réaliser les croisements. On y parvient soit en rabattant les plantes avant la montée, soit en retardant les derniers semis jusqu'en Février (Blés d'hiver), ou jusqu'en Avril (Blés de printemps).

Les croisements ont été généralement réalisés en prenant le Blé comme parent femelle, ce sens de croisement assurant le maximum de réussite : en effet,

a) la stérilité femelle est plus fréquente chez les *Agropyrum*,

b) le Blé donne relativement peu de pollen,

c) la castration et la pollinisation sont plus faciles à faire sur le Blé.

Un croisement *A. (elongatum* 10 x) × *T. vulgare* var. Progress nous a toutefois donné 2 plantes 168/1 et 168/2 (4 grains obtenus pour 257 fleurs pollinisées).

Tous les hybrides obtenus ont été réalisés artificiellement : les fleurs castrées quelques jours avant l'anthèse et ensachées sous cellophane sont pollinisées deux à huit jours après la castration selon l'état des stigmates. Les épis sont ensuite réensachés jusqu'à la maturité des grains.

2. TECHNIQUES DE PRÉPARATION POUR L'OBSERVATION AU MICROSCOPE

Nous avons employé des techniques aujourd'hui d'utilisation courante, mais d'origine récente ; elles ont de plus souvent nécessité de notre part une mise au point pour notre matériel et nous avons jugé utile de les détailler ici :

A. — Observation des chromosomes somatiques.

Les chromosomes somatiques sont étudiés dans les méristèmes primaires de racines prélevées sur des grains mis à germer en boîte de Pétri

⁽¹⁾ Nous avons également obtenu des hybrides avec une forme de Blé hexaploïde reçue du Japon sous le nom de *T. persicum rubiginosum* et que nous appellerons *T. persicum rubiginosum* hexaploïde.

sur papier filtre humidifié, ou sur des plantes élevées en pots. Nous avons utilisé deux méthodes différentes selon le but poursuivi.

1° Méthode des coupes.

Elle est préférable pour les dénombrements chromosomiques. Parmi les techniques que nous avons testées, nous avons choisi la suivante :

- fixation dans le liquide de Navashin modifié par KARPENCHENKO (1927),
- inclusion dans la paraffine après :
 lavage : 24 h à l'eau ordinaire,
 déshydratation progressive : 24 h à l'alcool éthylique dans les mélanges 20°-35°-50°-70°-95° et alcool absolu,
 éclaircissage progressif (alcool-xylène) à l'aide de mélanges 3:1, 2:2, 1:3, xylène pur, pendant 24 h ;
- coupes transversales à 10 μ ,
- coloration au violet de gentiane à 1 p. 100 en solution aqueuse (15 à 30 minutes), selon la technique de NEWTON modifiée par LACOUR (D. et L., p. 117-130).

2° Méthode des écrasements.

Elle est plus rapide que la précédente ; elle a de plus l'avantage de faciliter l'analyse morphologique des chromosomes. Nous l'avons surtout utilisée dans ce but. Il est alors nécessaire d'effectuer un prétraitement avec une substance mitoclasique (stathmocinétique).

Ces substances utilisées à des concentrations données et pendant un temps donné ont pour propriété :

— d'inhiber la formation du fuseau et de retarder la division du centromère : ceci entraîne d'une part un éparpillement des chromosomes dans la cellule, d'autre part un blocage des divisions cellulaires en métaphase, d'où une légère augmentation de leur fréquence ;

— de contracter plus ou moins les chromosomes sans changer toutefois les proportions relatives de leurs bras, ce qui facilite leur individualisation.

Un certain nombre d'auteurs ont mis au point l'utilisation des propriétés de ces substances pour faciliter l'observation des chromosomes.

O'MARA (1939, 1948) : colchicine, α -monobromonaphtalène.

MEYER (1943, 1945) : colchicine, paradichlorobenzène.

TJIO et LEVAN (1950) : 8-ortho-oxyquinoléine.

CAROLI (1952) : dérivés de la 8-oxyquinoléine.

SHARMA et al. (1956) : phénols.

Afin d'éviter une trop grande hétérogénéité dans les résultats, il est nécessaire d'opérer dans des conditions à peu près analogues. Après avoir

testé un certain nombre de ces produits (colchicine, 8-ortho-oxyquinoléine, alpha-mono-, iodo-, bromo- ou chloro-naphtalène), nous avons adopté un prétraitement de trois heures dans une solution saturée d'alpha-mono-chloronaphtalène dans l'eau préparée selon O'MARA (1948).

Malgré ces précautions, nous avons pu constater des variations dans l'intensité d'action de ce produit. Ces différences peuvent être rapportées à l'état physiologique du matériel au moment du prélèvement, mais également à des facteurs externes et notamment à la température avant et pendant l'action du prétraitement. Nous nous sommes efforcée pour l'étude comparative des caryotypes, de choisir des préparations aussi homogènes que possible.

Pour les colorations, nous avons employé deux techniques différentes que nous pouvons schématiser comme suit :

1^o TECHNIQUE DE COLORATION A L'ORCÉINE ACÉTIQUE (LA COUR, 1941 ; O'MARA, 1948 ; LEVAN, 1950).

a) *Prétraitement* : nous coupons des pointes de racines fraîches et saines sur une longueur de 1 cm environ et les immergeons pendant trois heures dans une solution saturée d'alpha-monochloronaphtalène dans l'eau ordinaire.

b) *Fixation-coloration* : nous avons utilisé une solution d'orcéine à 1 p. 100 dans l'acide acétique à 45 p. 100, qui joue à la fois le rôle de fixateur et de colorant ; cette solution dans l'acide dilué étant de conservation limitée, il est nécessaire de la préparer au moment de l'emploi, soit :

— à 4,5 cc d'orcéine à 2,2 p. 100 dans l'acide acétique cristallisable, ajouter 5,5 cc d'eau distillée (solution standard),

— filtrer, ajouter 1 cc d'acide chlorhydrique normal. Cet acide, selon A. ROLLEN (1949) jouerait un double rôle : favoriser la dissociation des membranes, affiner la coloration des chromosomes.

La technique de coloration que nous avons utilisée est la suivante : après le prétraitement, nous transférons directement les racines dans une coupelle contenant la solution d'orcéine ; nous chauffons lentement jusqu'à émission de vapeurs, en prolongeant le chauffage deux à trois minutes sans ébullition. Il faut ensuite laisser refroidir 10 à 30 minutes pour améliorer et homogénéiser la coloration.

c) *Montage* :

— Placer sur une lame, dans une goutte de solution standard d'orcéine, le méristème isolé de la racine.

— Le dilacerer à l'aide d'aiguilles fines ou l'écraser à l'aide d'un instrument à manche plat.

— Recouvrir d'une lamelle et tapoter légèrement la lamelle afin de disperser les tissus.

— Ecraser ensuite pour aplanir les cellules en exerçant une pression ferme et uniforme sur la lamelle.

— Enlever l'excès d'orcéine et lûter à la paraffine. Ainsi faites, ces préparations peuvent se conserver huit à quinze jours à une température de 15-20°.

d) *Avantages de la méthode :*

— Rapidité.

— Force des contrastes.

— Netteté des constriction primaires et secondaires.

e) *Inconvénients :*

— Difficulté d'obtention de préparations permanentes : l'orcéine étant soluble dans l'alcool, la déshydratation obligatoire pour le montage entraîne une décoloration des tissus.

En utilisant une solution d'orcéine à 2 p. 100 (LEVAN, 1954), nous avons pu obtenir quelques préparations permanentes ; les chromosomes perdent toutefois en netteté et en finesse au montage.

— Qualité de coloration très irrégulière.

— Ramollissement des tissus souvent défectueux, rendant l'écrasement difficile (les cellules sont insuffisamment écrasées ou éclatées), d'où perte de matériel interprétable.

— Chauffage délicat : un excès de chauffage entraîne une détérioration des chromosomes (en particulier par rupture au niveau des zones hétérochromatiques).

2° TECHNIQUE DE COLORATION PAR LA RÉACTION NUCLÉAIRE DE FEULGEN.

a) *Prétraitement* : procéder comme pour la coloration à l'orcéine.

b) *Fixation* : placer les racines dans le fixateur de LA COUR 2 BD (DARLINGTON et LA COUR, 1947, p. 114).

— Ajouter, deux heures après le début de la fixation une égale quantité d'acide chromique à 1. p 100.

— Laisser pendant 24 heures.

c) *Lavage* : rincer à l'eau ordinaire : 10 minutes, puis, à l'eau distillée : 2 passages successifs de 10 minutes chaque.

d) *Blanchiment, ramollissement des tissus* : transférer alors les racines dans le mélange en parties égales de : eau oxygénée 20 volumes et oxalate d'ammonium en solution saturée dans l'eau préparé au moment de l'emploi.

— Disposer les tubes contenant les échantillons pendant 8 à 10 minutes sur une platine chauffante, à la lumière, afin de favoriser le dégagement d'oxygène.

e) *Lavage* : laver à l'eau distillée, 10-15 minutes.

f) *Hydrolyse* : Placer les échantillons pendant 15 minutes dans l'acide chlorhydrique normal à 60°.

g) *Coloration* : transférer dans le réactif de SCHIFF, 1 heure et demie à 4 heures. Au sortir du réactif et pour intensifier la coloration, les racines peuvent être placées dans l'eau ordinaire pendant un certain temps (10 à 30 minutes).

h) *Montage* : en préparation permanente :

— Mettre une goutte d'acide acétique à 45 p. 100 dans l'eau distillée sur une lame, isoler le méristème et l'y placer. Le dissocier sous une loupe binoculaire avec des aiguilles fines. Recouvrir d'une lamelle albuminée. Exercer une pression ferme et uniforme sur la lamelle pour écraser. Les échantillons, suffisamment ramollis par les opérations précédentes, doivent s'étaler sans peine en couche monocellulaire. (Nous avons pu, dans le cas où le ramollissement n'était pas satisfaisant, l'améliorer en laissant les racines 5 minutes dans l'acide acétique à 45 p. 100 au sortir de l'eau après coloration (g) ; un séjour trop prolongé détériore toutefois les chromosomes. Lorsque la coloration par le réactif de SCHIFF n'était pas suffisante, nous avons récupéré le matériel en le montant dans une goutte d'orcéine acétique à 1 p. 100.)

— Chauffer très légèrement pour améliorer le collage et enlever tout excès de liquide.

— Retourner la lame dans une boîte de Laveran contenant une solution d'acide acétique à 45 p. 100. L'y laisser jusqu'à ce que la lamelle se détache d'elle-même et tombe au fond.

— Déshydrater ensuite en faisant passer lame et lamelle dans :
Alcool 95° : 2 minutes.

Alcool absolu : 2 minutes.

— Monter dans une goutte d'Euparal.

i) *Avantages* : écrasement aisé, obtention rapide de préparations permanentes.

j) *Inconvénients* : fixation et blanchiment délicats, constrictions moins nettes qu'avec l'orcéine ; de plus, la technique selon FEULGEN est moins rapide que la technique à l'orcéine.

B. — Observation des chromosomes à la meiose.

Nous les avons étudiés dans les cellules-mères du pollen et nous avons obtenu les préparations à partir d'écrasements d'anthères. La technique est la suivante :

1° Fixation.

— Repérer le stade en écrasant une anthère dans une goutte de carmin acétique de BELLING (1 p. 100 dans l'acide acétique à 45 p. 100) ;

les deux autres anthères de la fleur sont fixées, si elles sont au stade voulu, dans :

Alcool acétique : alcool absolu 3-acide acétique crist. 1,
ou Carnoy : alcool absolu 6-chloroforme 3-acide acétique 1.

— Ajouter dans l'un ou l'autre de ces fixateurs, au moment de la fixation, une trace de perchlorure de fer en solution saturée dans l'eau ; (prendre du perchlorure de fer anhydre sublimé, le dissoudre dans l'eau distillée à froid jusqu'à saturation) · 1 goutte environ pour 5 cc de fixateur. On obtient un fixateur jaune pâle.

— Laisser séjourner les échantillons pendant 24 à 48 heures.

Nous avons utilisé indifféremment les deux fixateurs ; ils sont à peu près équivalents. Le Carnoy donne toutefois des structures chromosomiques un peu plus fines. Il donne également un peu plus de rigidité au matériel. Ce dernier avantage est négligeable si l'on stocke ensuite le matériel dans l'alcool.

2° Stockage du matériel.

Il est possible de stocker le matériel fixé pendant plusieurs mois et même pendant plusieurs années, soit dans le fixateur, soit dans l'alcool à 70°, en le gardant au réfrigérateur dans de petits tubes bouchés et paraffinés.

3° Coloration.

Carmin acétique ferreux de BELLING, utilisé selon le schéma suivant :

— Mettre une goutte de carmin acétique ferreux sur une lame, y placer l'étamine au sortir de l'alcool à 70°, la disséquer à l'aide d'aiguilles fines afin d'en faire sortir les cellules-mères, éliminer les parois des étamines. Recouvrir d'une lamelle albuminée.

— Laisser colorer pendant 5 à 10 minutes. Chauffer en évitant l'ébullition ; sécher à l'aide de papier buvard, pour enlever l'excès de liquide et pour étaler et coller les cellules, sans appuyer trop fortement afin de ne pas disperser le contenu cellulaire. Luter à la dissolution.

Ainsi colorées, les préparations peuvent se conserver au réfrigérateur environ une semaine.

On peut également obtenir des préparations permanentes : il suffit d'enlever la dissolution et de procéder comme il a été décrit plus haut.

Nous avons utilisé aussi la technique des écrasements d'anthères après fixation dans l'alcool acétique et coloration par la réaction nucléaire de FEULGEN, mais la technique décrite ici a donné de meilleurs résultats.

C. — Observation du pollen.

Afin de donner une idée du degré et de la nature de la stérilité des espèces ou des hybrides étudiés et pour compléter l'étude du comportement en méiose, nous avons étudié succinctement la conformation des grains de pollen et donné le pourcentage de grains normalement constitués. Les prélèvements ont été effectués à l'anthèse et colorés à la safranine ou au carmin acétique de BELLING. Pour les hybrides à anthères indéhiscentes, le prélèvement s'effectue à l'ouverture des fleurs.

— La safranine est en solution à 1 p. 100 dans le mélange :

1/3 alcool absolu.

1/3 eau distillée,

1/3 glycérine.

Avantage : méthode rapide. — Inutile de luter. — Conservation indéfinie.

Inconvénient : le contraste entre grains vides et grains pleins ne se marque pas immédiatement.

— Le carmin acétique est en solution à 1 p. 100 dans l'acide acétique à 45 p. 100.

Avantage : coloration instantanée du cytoplasme et des noyaux dans les grains viables, excellent contraste.

Inconvénient : conservation des préparations limitée à quelques jours et à condition de les luter à la paraffine.

3. INTERPRÉTATION DES MÉIOSES.

Les homologues génomiques ont été mesurées d'après les appariements observés à la méiose en métaphase I. Si chaque type de chromosome est présent à l'état double (diploïde) chez une plante, on observe uniquement des bivalents ; chez les espèces à centromère médian ou submédian, ces bivalents sont en anneaux (1 chiasma au moins dans chaque bras). Toute déviation de ce schéma peut être traduite en termes d'homologie.

Les appariements se produisent à des stades bien antérieurs à la métaphase I : chez certaines espèces, on peut interpréter ces stades précoces ; cela est impossible avec notre matériel pour diverses raisons : nombre chromosomique généralement élevé, chromosomes souvent agglutinés. L'observation des M_1 permet d'ailleurs de tirer des conclusions parallèles et généralement aussi précises.

Même si nous admettons que l'appariement dépend uniquement de l'homologie des chromosomes en présence (nous aurons l'occasion de constater des exceptions), une difficulté se présente ; du fait de l'évolution des chromosomes, tous les intermédiaires existent entre l'homologie parfaite (chromosomes portant les mêmes éléments rangés dans le même ordre) et l'absence totale d'homologie.

L'appariement de 2 chromosomes parfaitement homologues se traduira toujours par des interchanges et des figures d'associations (bivalents en anneaux, 2 chiasmata). Au contraire, l'appariement de 2 fragments homologues portés par 2 chromosomes différant pour le reste de leur constitution peut ne pas donner lieu à échange (nous aurons alors deux univalents) : s'il y a échange, nous aurons généralement un bivalent droit (1 chiasma).

La présence constante de bivalents en anneaux indique donc une homologie étroite ; la présence fluctuante de bivalents droits traduit une homologie partielle.

D'autre part, dans le cas d'homologie partielle, un chromosome peut être partiellement homologue de plusieurs autres chromosomes, d'où probabilité faible d'apparition d'associations complexes, généralement en chaînes, à disjonction souvent aberrante.

Ces anomalies partielles sont la conséquence de remaniements dont les plus fréquents (ou tout au moins les plus décelables) sont les inversions. Un échange à l'intérieur d'une inversion hétérozygote se traduit en A_1 par un pont accompagné d'un fragment : le nombre maximum de ponts observé dans une cellule représente une estimation minimum du nombre d'inversions hétérozygotes, estimation très minimisée du fait de la présence de segments d'inversion très courts.

Le groupement des chromosomes en génomes (génomes de 7 chromosomes dans le matériel que nous étudions) permet de simplifier la présentation des résultats. Un génome est une unité héréditaire complète et équilibrée ; de là à considérer que des espèces différentes ne peuvent avoir en commun que des génomes (et non des chromosomes isolés), il n'y a qu'un pas. En réalité, la notion de génome est une notion simple et qui permet d'ordonner la présentation de phénomènes complexes. Mais il existe, bien entendu tous les intermédiaires entre des génomes parfaitement homologues et des génomes ne présentant aucune homologie. Suivant la tradition, nous désignerons les génomes par des lettres : des génomes partiellement homologues auront la même lettre, affectée en indice de numéros différents.

On sait que les appariements chez un hybride interspécifique peuvent être autosyndétiques (entre chromosomes venant d'un même parent) ou allosyndétiques. L'autosyndèse indique l'autopolyploïdie des parents, l'allosyndèse traduit l'homologie entre les deux espèces. Théoriquement, dans le cas d'autosyndèse chez l'hybride, on devrait trouver chez les parents l'indice d'une certaine autopolyploïdie (associations de degré supérieur). Il peut n'en être rien si l'autopolyploïdie n'est que partielle : par exemple chez le parent $E_1 E_1 E_2 E_2$, on trouvera généralement 14 bivalents en anneaux du type $E_1 E_1$ et $E_2 E_2$ (bivalents homogénétiques) ; chez l'hybride $E_1 E_2 X$, on trouvera de 0 à 7 bivalents droits du type $E_1 E_2$ (biva-

lents hétérogénétiques). E_1 et E_2 sont assez différents pour s'apparier séparément lorsqu'ils sont à l'état « diploïde » chez le parent et assez semblables pour s'apparier entre eux chez l'hybride où ils sont à l'état « haploïde ». Les *Agropyrum* présentent plusieurs exemples de cet appariement différentiel.

ÉTUDE DES AGROPYRUM FRANÇAIS

I. ÉTUDE DES ESPÈCES

Au cours de l'étude des *Agropyrum*, nous avons suivi d'assez près la classification de DUVAL-JOUE. Nous avons en outre :

— repris l'appellation d'*Agropyrum* P. B. pour désigner le groupe des *Triticum* pérennes afin d'éviter toute confusion ;

— rétabli l'appellation d'*A. campestre* G. G. pour désigner son *A. intermedium* : cette dernière appellation est, en effet, généralement adoptée aujourd'hui pour désigner *A. glaucum* DESF., espèce hexaploïde, croisée avec les Blés ;

— divisé *A. junceum* (L.) P. B. en deux sous-espèces conformément à SIMONET et GUINOCHET (1938) :

A. junceum (L.) P. B. *subsp. boreo-atlanticum* S. et G., $2n = 28$.

A. junceum (L.) P. B. *subsp. mediterraneum* S., $2n = 42$;

— adopté l'opinion de DUVAL-JOUE en ce qui concerne *A. littorale* (HOST) DUM., en lui rattachant la forme aristée décrite comme *A. pungens* par PERSOON.

Nous pouvons ainsi définir sept espèces :

A. elongatum (HOST) P. B.

A. caninum (L.) P. B.

A. junceum (L.) P. B. (ss espèce *boreo-atlanticum* S et G., ss espèce *mediterraneum* S.).

A. repens (L.) P. B.

A. littorale (HOST) DUM.

A. intermedium (HOST) P. B. = *A. glaucum* (DESF.).

A. campestre G. G.

Pour faciliter la compréhension, nous adopterons, au cours du travail qui va suivre, ces noms spécifiques. Nous avons résumé dans le tableau IV les synonymies possibles avec les termes utilisés dans leur classification par les principaux auteurs consultés.

Morphologie.

Nous avons décrit pour chaque espèce un type caractéristique, tous les clones ayant été élevés à Versailles dans des conditions comparables.

La comparaison des diverses espèces est facilitée par la disposition synoptique des tableaux ⁽¹⁾.

Tableau V : Caractères en végétation.

Tableau VI : Caractères de l'épi.

Tableau VII : Caractères des glumes.

Tableau VIII : Caractères des glumelles.

Tableau IX : Caractères du rachis.

Au cours de nos prospections, nous avons constaté que les espèces les plus variées étaient *A. repens*, *A. littorale*, *A. campestre* et *A. intermedium* ; en particulier, chacune de ces espèces présente une gamme de variation assez étendue pour des caractères tels que la glaucescence et la pilosité ou l'aristation des glumes et des glumelles.

Habitat et répartition géographique.

Bien que très plastiques et pouvant s'adapter à des milieux très variés, les différentes espèces sont caractérisées et par leur habitat et par leur répartition géographique. D'une manière générale, elles végètent dans des terres légères. On rencontre la plupart des espèces non littorales surtout dans des terres incultes ou dans des terres de remblais. Les espèces littorales se développent toujours dans des sables, fixés ou mobiles.

1° Espèces essentiellement littorales.

a) Dunes mobiles : habitat strictement limité à une étroite bande de sable (généralement quelques mètres) tout à fait en bordure de mer ⁽²⁾.

— Littoral atlantique, Manche, Mer du Nord. — *A. junceum* subsp. *boreo-atlanticum*.

— Littoral méditerranéen. — *A. junceum* subsp. *mediterraneum*.

b) Dunes fixées (sur tout le littoral français). — *A. littorale*.

c) Station intermédiaire (sur tout le littoral français) × *A. acutum* et toutes les formes hybrides avec *A. junceum*.

d) Marais saumâtres de la côte sableuse méditerranéenne, assez rare.

— *A. elongatum*.

2° Espèces généralement non littorales.

a) Bords des chemins, champs, haies.

Toute la France, plaine et montagne, s'adapte même sur le littoral, très répandue. — *A. repens*.

⁽¹⁾ Nous avons utilisé les termes botaniques tels qu'ils sont définis dans le Dictionnaire de L. GATIN.

⁽²⁾ L'*A. junceum* est pratiquement la seule espèce végétale à occuper une position aussi avancée sur le littoral ; ses longs rhizomes, parfois enterrés profondément dans le sable par l'action du vent, s'y maintiennent à l'état de vie ralentie ; ils émettent des faisceaux de feuilles sans pouvoir jamais fleurir dans les cas les plus défavorables. Dans les cas les plus favorables, *A. junceum* se trouve généralement en association avec *Elymus arenarius* ou *Psamma arenaria*.

TABLEAU IV. — *Tableau synoptique mettant en évidence les*

Auteurs → Espèces ↓	Linne 1) 1753 2) 1763	Desfontaines 1804	Persoon 1805	Host 1802 1809 1827	D
A. elongatum (Host) P. B. $2n = 14$.				T. elongatum.	T. rigi
A. caninum (L.) P. B. $2n = 28$.	1) T. caninum. 2) Elymus caninus.	T. caninum L.	T. caninum L.	T. caninum L.	T. sep
A. junceum boreo-atlan- ticum (L.) S. G. $2n$ $= 28$.					
A. junceum mediterraneum (L.) S. $2n = 42$.	2) T. junceum.	T. junceum L.	T. junceum L.	T. junceum L.	T. jun
A. intermedium (Host) P. B. $2n = 42$.		T. glaucum?		T. intermedium.	T. glau intern
A. littorale (Host) Dum. $2n = 42$.			T. pungens?	T. littorale.	
A. repens (L.) P. B. $2n = 42$.	1) T. repens.	T. repens L.	T. repens L.	T. repens L.	T. rep
A. campestre G. G. $2n = 56$.					
Hybrides A. acutum D. C. et formes appa- rentées $2n = 35$ et 42 .					T. acu
Hybride Hordeopyrum (A. Rouxii God. D. J.)					

une des espèces d'*Agropyrum* par les principaux auteurs cités.

	Husnot 1896 1899	Coste 1906	Rouy 1913	Fournier 1946	Simonet 1934, 1935 1938 1953
st.	<i>A. elongatum</i> P. B.	<i>A. elongatum</i> P. B.	<i>A. elongatum</i> P. B. + 2 races <i>A. scirpeum</i> Presl. <i>A. corsicum</i> Ry.	<i>A. elongatum</i> P. B. et 2 formes <i>A. scirpeum</i> Presl. <i>A. corsicum</i> Ry.	<i>A. elongatum</i> (Host) P. B. $2n = 14$.
	<i>Goulardia canina</i> .	<i>A. caninum</i> R. S.	<i>A. caninum</i> P. B.	<i>A. caninum</i> (L.) P. B.	<i>A. caninum</i> P. B. $2n = 28$
	<i>A. junceum</i> (L.) P. B.	<i>A. junceum</i> P. B.	<i>A. junceum</i> P. B.	<i>A. junceum</i> (L.) P. B.	<i>A. junceum</i> b. a. $2n = 28$ <i>A. junceum mediterraneum</i> $2n = 42$
	<i>A. glaucum</i> R. S.	<i>A. glaucum</i> R. S.	<i>A. intermedium</i> P. B. et 1 race <i>A. Savignoni</i> Not.	<i>A. intermedium</i> (Host) P. B. et 1 forme <i>A. Savignoni</i> Not.	<i>A. intermedium</i> P. B. $2n = 42$
	<i>A. littorale</i> Dum.	<i>A. pungens</i> R. S. <i>A. littorale</i> Dum.	<i>A. pycnanthum</i> G. G.	<i>A. pycnanthum</i> G. G.	<i>A. littorale</i> Dum. $2n = 42$
	<i>A. repens</i> P. B.	<i>A. repens</i> P. B.	<i>A. repens</i> P. B.	<i>A. repens</i> (L.) P. B.	<i>A. repens</i> P. B. $2n = 42$
st	<i>A. campestre</i> G. G.	<i>A. campestre</i> G. G.	<i>A. campestre</i> G. G.	<i>A. campestre</i> G. G.	<i>A. campestre</i> G. G. $2n = 56$
C...	× <i>A. acutum</i> R. S. etc.	<i>A. acutum</i> R. S.	× <i>A. acutum</i> etc...	× <i>A. acutum</i> etc...	<i>A. acutum</i> . $2n = 35$ <i>A. Duvallii</i> . $2n = 35, 42$
DJ.	<i>Rouxia</i> .	× <i>A. Rouxii</i> G. Cam.	× <i>A. Rouxii</i> .	× <i>A. Rouxii</i> .	× <i>A. Rouxii</i> . $2n = 49$

TABLEAU V. — *Caractères en végétation de*

Caractères étudiés → Espèces ↓	<i>A. elongatum</i> (Host) P. B. (souche Saint-Aygulf)	<i>A. caninum</i> (L.) P. B. 93 (Tarascon/Ariège)	<i>A. junceum</i> b. a. (L.) S. G. 535 (Le Croisic)	<i>A. junceum</i> n (L.) S. 162 (Stes-Maries de k)
Souche.	Pas de rhizome souche cespiteuse.	Pas de rhizome souche cespiteuse.	Longuement traçante, rhizomes épais pro- fondément enfouis.	Longuement tra- rhizomes épais fondément enfoi
Gaines.	Glabres, fortement antho- cyanées à la base, ne recouvrant pas les nœuds.	Légèrement velues (poils courts et peu nombreux).	Glabres, lisses au bord, recouvrant les entre- nœuds, très appli- quées.	Pubescentes (poil et fins), recouvr. nœuds, très appli
Oreillettes et ligules.	Oreillettes fines et lon- gues.	Oreillettes filiformes ; ligules très courtes.	Pas d'oreillettes, ligules assez hautes (1 mm environ) finement den- tées.	Oreillettes très co ligules membr plus larges que le à son point d'at finement dentée
Limbe.	Plan, enroulé en fin de végétation, raide, rude, retombant, étroit, vert glauque.	Plan, horizontal, assez mou, large, vert éme- raude.	Plan, parfois enroulé sur les bords, dressé, mou, large, bords lisses.	Plan, parfois e sur les bords, biant, mou, large lisses.
Limbe (face interne).	Profondément nervu- rée à nervures peu nombreuses, briève- ment pubescentes.	Finement nervurées à nervures nombreuses portant de petites épi- nes.	Profondément nervu- rée, nervures nom- breuses et régulières couvertes de poils courts et fins très glauques.	Profondément rée, nervures breuses et rég couvertes de courts et fins glauques.
Limbe (face externe).	Face lisse, non carénée, finement nervurée.	Face glabre, rude, ca- rénée.	Lisse, non carénée, non glauque.	Lisse, non caréné glauque.
Nœuds du chaume.	Glabres, anthocyanés.	Glabres, anthocyanés.	Glabres, anthocyanés.	Velus, anthocyar
Paille.	Creuse.	Creuse.	Pleine.	Pleine.
Précocité à la floraison.	Tardif (fin juin-début juillet).	Précoce (1-15 juin).	Précoce (1-15 juin).	Tardif (fin juin juillet).

Les principales espèces d'*Agropyrum*.

	A. intermedium (Host) P. B. 506 (Clermont-Ferrand)	A. littorale (Host) Dum. 499 (St-Aygulf)	A. repens (L.) P. B. 495 (Montpellier)	A. campestre G. G. 485a (Montpellier)
ed. Mer)				
çante, pro- fis.	Traçante, rhizomes courts, peu profonds.	Traçante.	Traçante.	Traçante.
longs nt les quées.	Glabres, poils margi- naux, lâches, ne recou- vrant pas les entre- nœuds.	Glabres, striées, bords membraneux, ne re- couvrant généralement pas les entre-nœuds.	Glabres, striées, bords membraneux, ne recou- vrant pas les entre- nœuds.	Glabres, ne recouvrant généralement pas les entre-nœuds.
urtes, euses, limbe tache, s.	Oreillettes courtes et larges (triangulaires), ligules très courtes.	Oreillettes filiformes, li- gules très courtes.	Pas d'oreillettes, ligules courtes, finement den- tées.	Oreillettes courtes et larges (triangulaires), ligules très courtes.
enroulé etom- bords	Plan, légèrement en- roulé à la pointe, dressé, raide, large, bords scabres.	Plan, enroulé à la pointe, horizontal, raide et dur, étroit et court, bords scabres.	Plan, dressé, large, bordé d'une ligne blan- che dure et scabre.	Plan, enroulé à la pointe, dressé, raide et dur, large, bordé d'une ligne blanche dure et scabre.
nervu- nom- lières poils très	Nervures peu profon- des, irrégulières, glau- cescentes, rudes (épines grosses et courtes).	Profondément nervurée, nervures régulières, scabres.	Finement et réguliè- rement nervurée, glau- que, légèrement sca- bre.	Profondément et irré- gulièrement nervurée, très glauque, souvent anthocyanée, très rude (épines courtes et gros- ses).
e, non	Glabre, lisse, fortement carénée, non glauque.	Glabre, lisse, non caré- née, glaucescente.	Glabre, lisse, très légè- rement carénée, fine- ment nervurée.	Rude, légèrement ca- rénée, finement ner- vurée.
és.	Glabres, légèrement an- thocyanés.	Glabres, légèrement an- thocyanés.	Glabres, non anthocya- nés.	Glabres.
	Demi-pleine.	Demi-pleine.	Creuse.	Demi-pleine.
début	Tardif (fin juin-début juillet).	Tardif (fin juin-début juillet).	Intermédiaire (15-30 juin).	Tardif (fin juin-début juillet).

TABLEAU VII. — *Caractères d.*

Espèces → Caractères Y	<i>A. elongatum</i>	<i>A. caninum</i>	<i>A. junceum</i> b. a.	<i>A. junceum</i> me
Position relative des 2 glumes à la base de l'épillet.	Glumes se recouvrant à peine, généralement contiguës à la base.	Glumes ne se recou- vrant pas à la base.	Glumes se recouvrant à la base.	Glumes se recouv à la base.
Longueurs relatives des 2 glumes, inférieure et supérieure.	Inégales.	Inégales.	Inégales.	Inégales.
Forme générale de la glume inférieure.	Ovale.	Lancéolée-linéaire.	Ovale-oblongue.	Linéaire-oblongue.
Caractères des nervures.	Nervures fines et pa- rallèles, inégales.	Nervures accentuées, égales, convergeant au sommet.	Nervures peu accen- tuées, parallèles et inégales.	Nervures peu ac- tuées, parallèles inégales.
Présence de carène.	Non carénée.	Non carénée.	Carénée.	Carénée.
Poils ou épines sur la carène.	Absents.	Épines fines et denses sur la carène et sur l'arête.	Absents.	Absents.
Forme du sommet.	Arrondi ou faiblement tronqué, mutique.	Aigu, aristé.	Arrondi ou légèrement tronqué, légèrement atténué, mucroné.	Arrondi ou légèrèr échancré, légèrèr atténué, mutique.
Pilosité de la face in- terne.	Légèrement velue.	Glabre.	Velue.	Fortement velue (longs et denses).
Pilosité de la face ex- terne.	Glabre.	Scabre sur toutes les nervures.	Glabre.	Glabre.

de la glume inférieure.

	A. intermedium	A. littorale	A. repens	A. campestre
Glumes	Glumes espacées à la base.	Glumes contiguës à la base.	Glumes contiguës à la base.	Glumes contiguës à la base.
Inégales.	Inégales.	Subégales.	Subégales.	Inégales.
Linéaire-ovale.	Linéaire-ovale.	Ovale-lancéolée.	Ovale-lancéolée.	Ovale-lancéolée.
Nervures très accentuées, égales et parallèles.	Nervures très accentuées, égales et parallèles.	Nervures accentuées, égales et parallèles.	Nervures accentuées, égales et parallèles.	Nervures accentuées, égales et parallèles.
Faiblement carénée.	Faiblement carénée.	Carénée.	Carénée.	Carénée.
Quelques épines sur la moitié supérieure seulement.	Quelques épines sur la moitié supérieure seulement.	Épines fines plus denses au sommet.	Épines grosses et denses sur toute la carène.	Quelques épines sur le 1/3 supérieur seulement.
Très obtus, obliquement tronqué, quelquefois légèrement échancré, mutique.	Très obtus, obliquement tronqué, quelquefois légèrement échancré, mutique.	Aigu, parfois acuminé.	Aigu, acuminé ou légèrement aristé.	Aigu, faiblement mucroné.
Glabre.	Glabre.	Velue.	Peu velue (quelques poils courts au sommet).	Très velue (poils nombreux, mais courts).
Glabre.	Glabre.	Glabre.	Glabre.	Glabre.

TABLEAU VIII. — *Caract.*

Espèces → Caractères étudiés ↓	<i>A. elongatum</i>	<i>A. caninum</i>	<i>A. junceum</i> boreo-atlanticum	<i>A. junceum m</i>
Forme générale de la glumelle inférieure.	Ovale.	Linéaire, atténuée au sommet.	Lancéolée, atténuée au sommet.	Lancéolée, atténuée au sommet.
Présence de carène sur la glumelle inférieure.	Nervure médiane légèrement accentuée sur le 1/3 médian.	Légèrement carénée sur le tiers supérieur.	Légèrement carénée sur toute la longueur.	Légèrement carénée sur le tiers supérieur.
Forme de l'extrémité de la glumelle inférieure.	Obtuse, arrondie ou légèrement carénée.	Aiguë, parfois bidentée.	Atténuée au sommet.	Atténuée au sommet.
Forme du bec de la glumelle inférieure.	Mucronée ou mutique.	Aristée, barbe généralement plus longue que la glumelle, épineuse.	Mucronée.	Mucronée.
Pilosité interne de la glumelle inférieure.	Très velue sur toute la surface, mais particulièrement au sommet.	Très légèrement velue (poils courts).	Velue.	Velue.
Forme générale de la glumelle supérieure.	Atténuée, arrondie ou échancrée au sommet.	Linéaire.	Lancéolée, arrondie ou légèrement échancrée au sommet.	Lancéolée.
Dimensions de la glumelle supérieure par rapport à l'inférieure.	Beaucoup plus courte.	Même longueur.	Un peu plus courte.	Beaucoup plus courte.
Présence de poils ou épines sur les lignes de repli.	Ciliées.	Ciliées.	Ciliées.	Ciliées.
Importance du rachillet.	Très court (presque nul).	Long (1/4 env. de la glumelle supérieure).	Long (1/4 env. de la glumelle sup.).	Long (1/4 env. de la glumelle supérieure).
Forme du rachillet.	Cunéiforme.	Long, cylindrique, évasé au sommet.	Cunéiforme.	Cunéiforme.
Pilosité du rachillet.	Glabre.	Fortement velu.	Légèrement velu.	Velu.

ères des glumelles.

ed.	A. intermedium	A. littorale	A. repens	A. campestre
ée.	Ovale.	Lancéolée, oblongue.	Lancéolée.	Lancéolée, oblongue.
ée sur r.	Carénée sur le tiers su- périeur.	Carénée, nervures se- condaires accentuées convergeant au som- met.	Carénée sur le tiers su- périeur.	Carénée, nervures se- condaires accentuées convergeant au som- met.
met.	Obtuse.	Atténuée au sommet.	Aiguë.	Atténuée au sommet.
	Mucronée.	Mucronée.	Aristée (barbe très courte, 1-2 mm).	Mucronée.
	Glabre.	Légèrement velue au sommet (poils courts).	Velue.	Légèrement velue au sommet.
	Ovale.	Lancéolée, oblongue.	Lancéolée, obtuse ou échancrée au sommet.	Lancéolée, oblongue, obtuse ou échancrée au sommet.
ourte.	Aussi longue et plus large.	Même longueur.	Beaucoup plus courte.	Légèrement plus courte.
	Très légèrement ciliées.	Ciliées.	Ciliées.	Ciliées.
de la ure).	Moyen.	Moyen.	Court.	Moyen.
	Cunéiforme.	Cunéiforme.	Cunéiforme.	Cunéiforme.
	Velu.	Velu.	Légèrement velu.	Épineux.

TABLEAU VI

Caractères de l'épi

Caractères étudiés	Espèces							
	A. elongatum grêle, raide, très droit	A. caninum grêle, courbé	A. junceum borco-atl. courbé	A. junceum mediterr. droit ou légèrement incliné	A. inter- medium droit et raide	A. littorale droit et raide	A. repens droit ou légèrement incliné	A. campestre droit et raide
Aspect général de l'épi à maturité								
Nombre moyen d'épillets par épi.....	12 (9-13)	23 (18-28)	9 (8-10)	11 (9-12)	24 (19-27)	18 (16-21)	17 (14-26)	25 (21-30)
Longueur moyenne de l'épillet (mm.).....	15 (12-18)	17 (13-21)	19 (17-21)	27 (24-30)	17 (15-20)	20 (16-21)	18 (16-20)	19 (16-24)
Nombre moyen de fleurs par épillet.....	5,8 (3-7)	4,8 (4-6)	5 (4-6)	5,4 (4-6)	5,1 (4-6)	7,5 (6-9)	5,7 (4-8)	6,6 (5-9)
Longueur moyenne de la glume inférieure (mm.)..	6 (5-7)	10 (9-11)	10 (9-13)	16 (13-18)	6 (6-7)	10 (9-12)	12 (9-13)	9 (8-10)
Glume inférieure/épillet (Rapport des longueurs)..	0,42	0,60	0,53	0,58	0,36	0,51	0,64	0,47
Longueur moyenne de l'entre-nœud (mm.).....	13 (8-17)	7 (5-8)	10 (8-13)	21 (17-27)	7 (6-10)	6 (4-8)	6 (5-7)	7 (4-9)
Epillet/entre-nœud (Rapport des longueurs),.....	1,2	2,4	2,0	1,3	2,3	3,5	2,8	2,8
Longueur moyenne de la 1 ^{re} fleur (mm) (arête, non comprise)	9 (8-10)	10 (9-11)	—	14 (12-16)	9 (7-11)	9 (7-11)	8 (6-11)	10 (9-11)
Poids de 1 000 grains vêtus (g.)	4,4	4,4	—	15,2	5,6	5,6	3,2	5,6

TABLEAU IX

Caractères du rachis

Caractères	Espèces	A. elongatum	A. caninum	A. junceum b. a.	A. junceum méditerranéen	A. intermedium	A. littorale	A. repens	A. campestre
Fragilité du rachis		non fragile	non fragile	très fragile	très fragile	non fragile	non fragile	non fragile	non fragile
Présence d'épines sur le rachis		lisse ou légèrement scabre (épines courtes et espacées)	scabre (épines fines et serrées; grosses et nom-breuses à la base des glumes)	lisse	lisse	scabre, épines également sur les nervures secondaires	scabre, épines fines et espacées	scabre, épines fines et denses	scabre, épines fines et espacées
Forme de la face interne du rachis		légèrement concave	plate	plate	plate	plate	plate	plate	plate
Forme de la face externe du rachis		plate	très légèrement convexe	convexe et profondément nervurée	convexe et profondément nervurée	très légèrement convexe	très légèrement convexe	légèrement convexe	plate ou un peu convexe
Largeur du rachis		moyen	étroit	large	large	moyen	étroit	étroit	moyen
Épaisseur du rachis		épais	mince	épais	épais	épais	mince	mince	moyen

Plus particulièrement méditerranéen, rare dans le Nord ⁽¹⁾. — *A. campestre*.

b) Lieux frais et ombragés, sous-bois, rives des torrents ou ruisseaux, s'élève jusqu'à 1 500 m, assez répandu en France. — *A. caninum*.

c) Plante de demi-montagne (Alpes, Massif Central, Pyrénées), rare en France. — *A. intermedium*.

Caryotypes.

On a longtemps admis la constance du nombre et de la forme des chromosomes à l'intérieur des espèces et utilisé ces caractéristiques en Systématique au même titre que n'importe quel autre caractère morphologique. Elles ont même été parfois l'une ou l'autre l'élément le plus important permettant la discrimination entre espèces : c'est le cas, par exemple, de *Triticum persicum* Boiss. qui diffère des Blés tendres surtout par le nombre de chromosomes. En fait, des travaux récents plus approfondis ont montré que cette constance était toute relative, qu'elle différait beaucoup d'une espèce à l'autre et que l'évolution des espèces impliquait également une évolution du caryotype, c'est-à-dire une modification du phénotype des chromosomes somatiques. L'étude des caryotypes comme complément à la Systématique est donc plutôt à envisager d'un point de vue évolutif : des changements en nombre et en forme peuvent se produire à l'intérieur d'une espèce sans entraîner nécessairement l'apparition d'espèces nouvelles.

Les exemples de changements numériques les plus simples sont ceux qui sont dus au redoublement d'un ou plusieurs chromosomes (polysomie) ou encore d'un lot entier de chromosomes (polyploïdie). Mais il existe également des chromosomes surnuméraires dont certains d'un caractère particulier, les chromosomes B, variables en nombre à l'intérieur de l'espèce et même de l'individu dont le rôle est mal connu et dont la présence peut n'entraîner aucune modification phénotypique. D'autres espèces, comme par exemple les *Rubus* (BRITTON et HULL) et les *Chrysanthemum* (DOWRICK), dites somatiquement instables, présentent des variations numériques au cours de leur développement. Quant aux changements structuraux, ils sont généralement dus à des ruptures spontanées des chromosomes.

Ces changements n'entraînent pas toujours, ou tout au moins pas

(1) *L. A. campestre* est assez répandu dans la région méditerranéenne. Il a été également signalé plus au nord et notamment dans la vallée de la Loire. Tous les clones que nous avons étudiés et qui provenaient de régions non méditerranéennes (sauf un, de Tours, récolté par DE CUGNAC) étaient des formes à 49 chromosomes. Si *A. campestre* est l'un des parents de ces nombreux hybrides, ce que nous n'avons pu démontrer, il est probable qu'il ait existé dans le nord de la France et qu'il ait été peu à peu supplanté par ses hybrides, mieux adaptés à cette région.

Il est également possible que ces formes à $2n = 49$ aient une tout autre origine : recroisement d'une forme hybride à 35 chromosomes par un gamète à 14 chromosomes par exemple, ou fécondation d'un gamète femelle non réduit d'une espèce à $2n = 28$ chromosomes par un gamète à 21 chromosomes.

immédiatement, la léthalité ou l'isolement des individus touchés surtout quand ils affectent des plantes polyploïdes, allogames et pérennes comme les *Agropyrum*. On peut donc s'attendre à une certaine variation dans le caryotype ; celui-ci ne s'écarte toutefois pas énormément d'un type moyen et les anomalies qu'il peut présenter sont aisément décelables. L'étude de la morphologie des chromosomes des espèces d'*Agropyrum* et de leur comportement en méiose peut être, de plus, un des éléments indispensables pour comprendre l'évolution du genre et les relations phylogéniques entre les différentes espèces.

a) NOMBRE DE CHROMOSOMES ⁽¹⁾.

Les dénombrements effectués dans les méristèmes somatiques (tableau II) confirment les résultats obtenus par différents auteurs. Nous pouvons les récapituler ainsi :

1° *A. elongatum* (HOST) P. B. : $2n = 14$.

SIMONET m., 1935 a, b.

Pour cette espèce, le nombre $2n = 70$ avait généralement été rapporté et notamment par :

PETO m, M 1930-1936.

VAKAR m, M 1935 a.

HARTUNG m 1946.

C'est SIMONET (1935 a, b) qui, étudiant quelques *Agropyrum* du littoral français, trouva que la plante correspondant à la diagnose de HOST possédait en réalité $2n = 14$ chromosomes et qu'elle était morphologiquement un peu différente de l'espèce à $2n = 70$ croisée avec les Blés à laquelle il donna le nom de *A. coespitosum* KOCH. Cette appellation est contestée par STEBBINS (1953) qui étudie un type d'*A. coespitosum* KOCH. diploïde. Au cours de notre travail, nous appellerons *A. elongatum* (HOST) P. B. l'espèce méditerranéenne à $2n = 14$, et *A. (elongatum) tox* l'espèce à $2n = 70$.

2° *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$.

PETO, m 1930.

SIMONET, m 1935 a.

HARTUNG, m 1946.

STEBBINS, m et M (14 bivalents) 1956.

3° *A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G. $2n = 28$.

PETO, m 1930.

SIMONET, m 1930, 1935 a et b.

PARDI, m 1937.

SIMONET et GUINOCHET, m 1938.

OSTERGREN, m et M (14 bivalents) 1940.

GODLEY, m 1947, 1951.

(1) Nous avons adopté pour simplifier les abréviations ; m pour mitose, M pour méiose.

4° *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$.

SIMONET, m 1934, 1935 *a* et *b*.

PARDI, m 1937.

SIMONET et GUINOCHET, m 1938.

5° *A. intermedium* (HOST) P. B. $2n = 42$.

De nombreux auteurs ont étudié cette espèce ainsi que sa forme velue *A. trichophorum* et sa forme glauque *A. glaucum*, en même temps que leurs hybrides avec les Blés, nous ne citons ici que les principaux :

PETO, m et M 1930, 1936.

VAKAR, m 1935 *b*, 1936.

SIMONET, m 1935 *a*.

ARARATIAN, m, 1938.

HARTUNG, m ($2n = 42, 43$) 1936.

STEBBINS, m et M 1953.

GAÜL, m et M 1953.

BELL et SACHS, m et M 1953.

6° *A. littorale* (HOST) DUM. $2n = 42$.

SIMONET, m 1934, 1935 *a*.

7° *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$.

STOLZE 1925 et MOWERY 1929 m et M.

PETO m et M 1929, 1930.

SIMONET m 1935 *a*.

OSTERGREN m et M 1940.

GODLEY m 1951.

8° *A. campestre* G. G. $2n = 56$.

SIMONET m 1935 *a*.

b) MORPHOLOGIE DES CHROMOSOMES.

Toutes les études concernant la morphologie des chromosomes sont effectuées à la métaphase, dans des méristèmes somatiques dont les cellules ont subi un prétraitement à l'alpha-mono-chloronaphtalène.

Outre le nombre de chromosomes, chaque caryotype peut être défini par :

— la taille absolue des chromosomes ; elle est pratiquement impossible à déterminer exactement, même à un stade donné, car elle varie selon la technique de fixation et de coloration ; elle est de plus modifiée par le prétraitement qui contracte plus ou moins les chromosomes ; nous ne donnerons de dimensions que pour faciliter les comparaisons entre espèces, la technique utilisée étant toujours la même ;

— la taille relative des chromosomes d'un même lot ;

— la forme des différents chromosomes : celle-ci est elle-même fonction du nombre, de la nature et de la position des constriction, soit :

Une constriction primaire : le centromère, présent chez tous les chromosomes. Il peut être médian, submédian, subterminal ou terminal.

Deux types de constriction secondaires qu'on ne trouve pas chez tous les chromosomes et qui déterminent l'existence de satellites :

la zone nucléolaire,

les zones hétérochromatiques.

Le rôle de ces différentes constriction secondaires est encore assez mal défini, bien qu'un certain nombre d'hypothèses aient été formulées à ce sujet. On peut distinguer la zone nucléolaire d'une zone hétérochromatique normale parce que le satellite qu'il détermine est relié au reste du chromosome par un filament de chromatine non enroulé à la métaphase et généralement visible (*cf.* photo, planche 26, 1 *a* et *b*).

L'ensemble des observations concernant l'étude des caryotypes des différentes espèces d'*Agropyrum* peut se résumer ainsi :

— La taille et la forme des différents chromosomes d'un même caryotype varient plus ou moins selon les espèces considérées (*cf.* planches 8 et 9). Tous ces caryotypes peuvent néanmoins se rattacher au type « symétrique » défini par STEBBINS (1951, p. 459), exception faite, peut-être, de l'*A. campestre* où l'amplitude de variation dans la taille des chromosomes est assez forte (1 à 4).

— Tous les centromères, quelle que soit l'espèce, sont médians ou submédians ; tous les chromosomes sont ainsi en V ou en J.

— A l'intérieur du genre, la taille des chromosomes diminue en fonction du degré de ploïdie.

— Pour un même degré de ploïdie :

Dans le groupe à $2n = 28$ la taille moyenne des chromosomes d'*A. junceum* est légèrement plus élevée que celle des chromosomes d'*A. caninum* ;

les deux paires de chromosomes à satellites sont différentes ;

la proportion de chromosomes longs est légèrement plus forte chez *A. caninum*.

Dans le groupe à $2n = 42$ la taille moyenne des chromosomes d'*A. junceum mediterraneum* est légèrement plus élevée que celle des chromosomes des trois autres espèces, *A. littorale*, *A. repens*, *A. intermedium*.

Pour l'ensemble des caractères, *A. littorale* et *A. intermedium* sont assez comparables : taille, forme, hétérogénéité de taille et de forme. Les deux paires de chromosomes à satellites sont toutefois un peu différentes. *A. repens* serait intermédiaire entre les deux groupes en ce qui concerne la taille des chromosomes.

— Les chromosomes présentant des constriction secondaires sont quelquefois difficiles à mettre en évidence ; leur nombre a pu être sous-estimé dans certains cas ; leur nombre et leur forme varient selon les espèces.

Signalons toutefois qu'il y en a généralement deux paires quel que

soit le degré de ploïdie, exception faite de l'*A. repens* et de l'*A. campestre* où nous n'avons pu déceler qu'une paire, et de l'*A. junceum mediterraneum* où il y en a au moins trois. Il n'y a aucune corrélation entre le nombre de chromosomes à satellites et le nombre de nucléoles à la mitose.

Chaque espèce présente en outre les particularités suivantes :

1° *A. elongatum* (fig. 1, Pl. 2, photo 1, Pl. 27) souche originaire de Saint-Aygulf.

L'analyse morphologique des chromosomes est possible en raison de leur petit nombre. Sur la figure n° 1 de la planche 8, nous avons dessiné de gauche à droite :

- 1 paire de chromosomes longs à centromère médian,
- 1 paire de longs, à centromère submédian possédant un microsatellite (sans doute la paire portant l'organisateur du nucléole),
- 1 paire de moyens à centromère médian, possédant une zone hétérochromatique subterminale isolant un gros satellite.

Ces deux paires de chromosomes à satellite se retrouvent, à peu près analogues, taille mise à part, chez les deux espèces d'*A. junceum* et chez *A. intermedium*.

Les quatre autres paires sont un peu plus difficiles à individualiser. Elles présentent néanmoins des différences portant sur la taille ou sur la position du centromère. On peut les distinguer comme suit :

- 2 paires de longs à moyens à centromère presque médian,
- 1 paire de moyens à centromère submédian,
- 1 paire de courts à centromère submédian.

2° *A. caninum* (fig. 1, pl. 4 et 7, photo 2, pl. 26) souche originaire de Tarascon sur Ariège.

L'analyse détaillée est assez difficile. La taille des chromosomes et la position des centromères varient insensiblement d'une paire à l'autre. Deux paires de chromosomes possèdent également des constriction secondaires.

I. — 1 paire de longs à centromère médian possédant une constriction secondaire subterminale.

II. — 1 paire de longs à centromère submédian possédant un microsatellite. Ce microsatellite n'est pas visible dans toutes les préparations : nous n'avons pu le déceler que dans quelques cellules et avec la technique de coloration à l'orcéine (cf. photo pl. 26). Nous pensons qu'il s'agit là de la paire de chromosomes portant l'organisateur du nucléole.

3° *A. junceum* subsp. *boreo-atlanticum* (fig. 1, pl. 3, et fig. 2, pl. 7, photo 2, pl. 27) souche 535 et souche 603 originaires du Croisic et de Soulac.

Deux paires de chromosomes présentent des constriction secondaires très nettes analogues à celles de l'*A. elongatum*.

Les autres paires de chromosomes sont assez difficiles à identifier.

4° *A. junceum* subsp. *mediterraneum* (fig. 2, pl. 3) souche 162 originaire des Saintes-Maries-de-la-Mer.

Cette espèce est surtout caractérisée par trois paires de chromosomes à satellites, comparables à ceux d'*A. elongatum* et d'*A. junceum boreo-atlanticum*. Une paire supplémentaire présentant une zone hétérochromatique très peu visible a été observée dans certaines cellules, mais elle n'a pu être identifiée avec certitude.

Les autres chromosomes sont à peu près homologues de ceux de l'*A. junceum boreo-atlanticum*.

5° *A. intermedium* (fig. 1, pl. 5 et 6, photo 3, pl. 27) souche 75 bis originaire du Canada, souche 506 originaire de Clermont-Ferrand.

Deux paires de chromosomes à satellites comparables à ceux d'*A. elongatum* sont aisément identifiables.

Dans certaines préparations, colorées à l'orcéine, une troisième paire possédant des microsattellites analogues à ceux observés chez *A. caninum* a pu être observée. Cette troisième paire n'a pu être identifiée avec certitude.

6° *A. littorale* (fig. 2, pl. 6) souche 499 originaire de St Aygulf

Cette espèce se rapproche assez de la précédente par la morphologie et la taille relative de ses chromosomes : les deux paires de chromosomes à satellite sont toutefois un peu différentes. Nous trouvons :

I. — Une paire de chromosomes à centromère médian possédant un très petit satellite et une constriction généralement assez importante.

II. — Une paire de chromosomes à centromère médian possédant un microsattellite analogue à celui observé chez *A. caninum* assez difficile à mettre en évidence.

7° *A. repens* (fig. 2, pl. 4), souche 495 originaire de Montpellier.

Des chromosomes à constriction secondaire n'ont pu être identifiés. Une seule paire de chromosomes présentant une zone hétérochromatique très peu marquée a pu être observée dans certaines préparations à l'orcéine.

8° *A. campestre* (fig. 2, pl. 2), souche 485 a originaire de Montpellier.

Comme pour *A. repens*, les zones hétérochromatiques sont difficilement identifiables. Il y a une paire de chromosomes à satellite, vraisemblablement la paire dite organisateur du nucléole, visible dans toutes les préparations. On peut remarquer en outre la présence, d'une part, de très longs chromosomes à centromère médian, d'autre part de chromosomes très courts à centromère médian assez comparables à ceux de l'*A. littorale* et de l'*A. intermedium*.

Méiose.

On trouvera dans les tableaux X, XI et XII les principaux résultats des observations faites à la M_1 sur les cellules-mères du pollen. Pour cha-

TABLEAU X. — *Etude comparative du comportement en M₁ des différentes espèces d'Agropyrum.*

	No de la souche	Nombre de chromosomes = 2n	Nombre de cellules analysées	I		II		III		IV		V		VI	
				Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
<i>A. elongatum</i>	—	14	53	0-2	0,15	6-7	6,92	—	0	—	0	—	0	—	0
<i>A. caninum</i>	93	28	50	—	0	—	14	—	0	—	0	—	0	—	0
<i>A. junceum</i> b. a.	523 535	28 28	50 16	0-4 0-2	0,44 0,50	12-14 13-14	13,74 13,75	—	0	0-1	0,04 0	—	0	—	0
<i>A. junceum</i> med.	162 163 468	42 42 42	30 50 28	0-4 — 0-2	0,20 0 0,15	10-21 18-21 15-21	20,47 20,90 19,68	0-1 — 0-1	0,06 0 0,07	0-1 0-1 0-3	0,17 0,02 0,57	—	0 0 0	0-1 0-1 —	0 0,02 0
<i>A. intermedium</i>	75 75 bis 506 104/7	42 42 42 42	29 30 50 50	0-2 0-4 0-3 0-3	0,51 0,47 0,38 0,22	17-21 17-21 18-21 15-21	19,79 19,06 20,42 18,64	0-2 0-2 0-1 0-1	0,17 0,4 0,1 0,1	0-2 0-2 0-1 0-3	0,34 0,30 0,12 0,96	—	0 0 0 0	— 0-1 — 0-1	0 0,16 0 0,06
<i>A. littorale</i>	502	42	19	0-2	0,21	17-21	20,05	—	0	0-2	0,42	—	0	—	0
<i>A. repens</i>	493 495 496 9/5	42 42 42 42	35 48 25 17	0-4 0-2 0-2 0-2	0,80 0,08 0,08 0,12	16-21 15-21 17-21 15-21	18,88 19,29 19,68 19,29	0-2 — — —	0,11 0 0 0	0-2 0-3 0-2 0-3	0,77 0,83 0,64 0,82	—	0 0 0 0	— — — —	0 0 0 0
<i>A. canpestre</i>	457 485 a 492	56 56 56	28 30 30	0-4 0-3 0-4	1,07 0,50 1,23	19-28 21-28 23-28	23,64 25,47 25,67	0-2 0-1 0-1	0,25 0,06 0,03	0-3 0-3 0-2	1,53 1 0,83	0-1 0-1 —	0,11 0,03 0	0-1 0-1 —	0,04 0,03 0
<i>A. (elongatum</i> 10x) ⁽¹⁾	2	69	21	0-3	1,04	14-26	19,9	0-2	0,76	0-7	2,71	0-2	0,81	0-2	0,52

(1) + 0,76vii (0-3) + 0,19viii (0-1) + 0,05ix (0-1) + 0,04xi (0-1).

TABLEAU XI. — *Fréquence relative des différents types de bivalents et nombre de chiasmata observés chez les différentes espèces d'Agropyrum.*

	N ^o de la souche	Nombre de cellules analysées	Nombre de II par cellule	% de chromosomes à l'état II	Fréquence des 2 types de bivalents						Nombre de chiasmata		
					Droits		Anneaux		Fréquence en % du total		Par cellule		Par chromosome
					Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Droits	Anneaux	Moyenne	Erreur stand.	
<i>A. elongatum</i>	—	53	6,92	98,92	0-7	1,74	0-7	5,15	25,14	74,27	12,04	0,20	0,86
<i>A. caninum</i>	93	50	14	100	0-3	0,96	11-14	13,04	6,86	93,14	26,96	0,26	0,96
<i>A. junceum</i> b. a.	523	50	13,74	98,14	1-7	3,86	7-13	9,88	28,09	71,91	23,70	0,24	0,85
	535	16	13,75	98,21	0-5	1,94	9-14	11,81	14,11	85,89	25,56	0,33	0,91
<i>A. junceum</i> med	162	30	20,47	97,46	0-6	1,1	15-21	19,37	5,38	94,62	40,63	0,29	0,97
	163	50	20,90	99,52	0-2	0,34	17-21	20,56	1,63	98,37	41,66	0,08	0,99
	468	28	19,68	93,71	0-3	0,75	15-21	18,93	3,81	96,19	41,11	0,27	0,98
<i>A. intermedium</i>	75 bis	30	19,06	90,79	2-9	6,8	9-17	12,26	35,68	64,32	33,73	0,40	0,81
	506	50	20,42	97,24	1-6	2,84	13-19	17,58	13,91	86,09	38,58	0,23	0,92
	104/7	50	18,64	88,76	1-6	—	13-20	—	—	—	39,26	0,19	0,93
<i>A. littorale</i>	502	19	20,05	95,49	0-2	0,58	17-21	19,47	2,89	97,11	40,89	0,25	0,98
<i>A. repens</i>	493	35	18,88	89,93	0-4	1,31	14-21	17,57	6,94	93,06	39,60	0,31	0,94
	495	48	19,29	91,87	0-8	3,17	11-21	16,12	16,43	83,57	38,52	0,25	0,92
	496	25	19,68	93,71	1-9	5,48	10-17	14,20	27,85	72,15	36,12	0,44	0,86
	9/5	17	19,28	91,88	1-9	5,06	10-20	14,23	26,23	73,77	36,76	0,55	0,88
<i>A. campestre</i>	457	28	23,64	84,44	3-11	6,36	12-22	17,28	26,9	73,10	47,6	0,48	0,85
	485a	30	25,47	90,95	0-13	6,83	13-25	18,64	26,82	73,18	48,23	0,48	0,87
	492	30	25,67	91,67	2-10	6,27	15-24	19,40	24,43	75,57	48,33	0,50	0,88

cune des espèces étudiées, nous avons en outre noté les particularités suivantes :

1^o *A. elongatum* (fig. 1, pl. 10 et photo 1, pl. 28).

Le comportement méiotique de la souche analysée est celui d'une espèce diploïde typique : tous les stades observés depuis la prophase réductionnelle jusqu'à la formation des tétraspores se déroulent normalement. Nous n'avons relevé que d'infimes anomalies :

— A la M₁ : 25,14 p. 100 de bivalents droits.

TABLEAU XII

Fréquence relative des différents types de quadrivalents observés chez les espèces hexaploïdes et octoploïdes d'Agropyrum.

Espèces	N° du clone	Nombre de cellules analysées	Nombre de IV par cellule	% de chromosomes à l'état IV	Fréquence des différents types de IV					
					Fréquence observée			% par rapport au total des IV		
					3 chias-mata	4 chias-mata	5 chias-mata	3 chias-mata	4 chias-mata	5 chias-mata
<i>A. junceum</i> med.	162	30	0,17	1,59	1	4	0	20	80	0
	163	50	0,02	0,19	0	1	0	0	100	0
	468	28	0,57	5,44	1	12	3	6,25	75	18,75
<i>A. intermedium</i>	75 bis	30	0,30	2,86	6	3	0	66,7	33,3	0
	506	50	0,12	1,14	5	1	0	83,3	16,7	0
	104/7	50	0,96	9,14	21	27	0	43,75	56,25	0
<i>A. littorale</i> . . .	502	19	0,42	4,01	6	2	0	75	25	0
<i>A. repens</i>	493	35	0,77	7,35	7	20	0	25,93	74,07	0
	495	48	0,83	7,94	11	20	0	27,5	72,5	0
	496	25	0,64	6,09	8	8	0	50	50	0
	9/5	17	0,82	7,84	1	13	0	7,14	92,86	0
<i>A. campestre</i> . .	457	28	1,53	10,97	19	24	0	44,19	55,81	0
	485 a	30	1	7,14	12	18	0	40	60	0
	492	30	0,83	5,95	9	16	0	36	64	0

— Lors des divisions II : dans 16 p. 100 des cellules étudiées, les deux cellules-filles d'une même cellule-mère sont souvent déphasées : l'une est en télophase II alors que l'autre est encore en métaphase II.

— Dans certaines cellules-mères du pollen, à divers stades de la méiose : les chromosomes sont « agglutinés » ou ne subissent pas une contraction normale. De telles cellules dégénèrent.

Ces phénomènes ne semblent pas avoir une répercussion sur la fertilité des plantes. Cette espèce donne en effet peu de pollen mais celui-ci est régulier et normalement constitué ; les plantes sont fertiles.

2^o *A. caninum* (fig. 2, pl. 10).

Cette espèce se comporte également comme une espèce diploïde typique. Sa méiose est encore plus régulière et la fréquence des bivalents en anneaux est plus élevée que chez *A. elongatum*. Les grains de pollen sont normalement constitués et les plantes sont très fertiles.

A. caninum est vraisemblablement un allopolyploïde ou amphiploïde (sens CLAUSEN, KECK et HIESEY) issu du croisement entre deux espèces diploïdes appartenant à deux *coenospecies* du même *comparium*. La viabilité et la fertilité de cette espèce seraient ainsi dues au fait que les deux génomes associés sont suffisamment apparentés pour cohabiter sans dommage et suffisamment différents pour qu'il n'y ait pas d'échanges entre eux (CLAUSEN, KECK et HIESEY).

STEBBINS et SNYDER (1956) après avoir étudié le comportement en méiose de l'hybride (*A. caninum* $\times$ *A. spicatum*) $2n = 21$, dans lequel la majorité des cellules possèdent $7_{II} + 7_I$ concluent à l'homologie du génome « *spicatum* » avec l'un des génomes d'*A. caninum*, l'autre étant d'origine inconnue.

STEBBINS et ses collaborateurs (1946 a, b, 1949, 1950, 1953, 1955, 1956) supposent également l'existence du génome d'*A. spicatum* chez *A. coespitosum* (sens STEBBINS) et chez un certain nombre d'espèces « diploïdes additionnelles » ou « polyploïdes ».

Agropyrum : *trachycaulon*, *parishii*, *agroelymoides*, *pringlei*.

Elymus : *glaucus*, *virginicus* var. *intermedius*.

Sitanion : *jubatum*, *hystrix*.

Une homologie chromosomique partielle existerait de plus entre *A. spicatum* et plusieurs *Elymus* (*canadensis*, *villosus*, *interruptus*) ainsi qu'avec *Hystrix patula*.

3° *A. junceum boreo-atlanticum* (fig. 3, pl. 10 et photo 3, pl. 28).

Les deux souches analysées présentent un comportement méiotique comparable, légèrement plus aberrant que celui que nous avons observé chez *A. caninum*. Nous citons ci-dessous les anomalies les plus marquantes :

A la M_1 : présence d'univalents (0 à 4 par cellule dans la souche 523 et 0 à 2 dans la souche 535) ;

présence de quadrivalents dans la souche 523 ;

fréquence assez élevée de bivalents droits dans souche 523.

A l'anaphase I :

présence de deux univalents retardataires dans 2 p. 100 des cellules ;

présence d'inversions hétérozygotes dans environ 2 p. 100 des cellules.

Les divisions II sont normales et une seule cellule sur les cent tétraspoires analysées dans la souche 523 possède un micronoyau. Le pollen est normalement constitué et la plante est fertile.

Ces anomalies, relativement rares, sont vraisemblablement l'indice d'un léger degré d'hybridité structurale.

Cette espèce n'est pas un allopolyploïde typique. OSTERGREN (1940) après avoir étudié le comportement méiotique de l'espèce et de deux hybrides F_1 : *A. junceum* $\times$ *A. repens* (hybride naturel) et *T. turgidum* $\times$ *A.*

junceum (hybride artificiel), le considère comme partiellement autotétraploïde et propose comme formule génomique $J_1J_1J_2J_2$.

4° *A. junceum mediterraneum* (fig. 4, pl. 10 et photo 4, pl. 28 et 3, pl. 30).

La méiose de cette espèce n'a jamais encore été décrite. Nous avons analysé trois souches : 162 et 163 sont issues de semis à partir d'un clone originaire des Saintes-Maries-de-la-Mer ; 468 est un clone originaire de Palavas.

La méiose est très régulière, le pollen normalement constitué, les plantes fertiles. On observe plutôt moins d'anomalies que chez *A. junceum boreo-atlanticum*. Signalons toutefois :

quelques univalents à la M_1 (0 à 4 par cellule),

quelques quadrivalents (0 à 4 par cellule) et sexavalents (0 à 1). Ces derniers sont plus nombreux dans la souche 468. Leur fréquence a été sans doute légèrement sous-estimée parce que nous n'avons pas pu analyser certaines cellules présentant des configurations chromosomiques complexes,

très peu de bivalents droits : 1,6 à 5,4 p. 100, c'est-à-dire beaucoup moins que chez *A. junceum boreo-atlanticum* ; il en est de même pour les anomalies observées lors des divisions II.

Étant donnée la grande ressemblance entre les deux sous-espèces d'*A. junceum*, on peut admettre que la forme à $2n = 42$ dérive de la forme à $2n = 28$. Cette dernière étant supposée autotétraploïde partiel, l'union d'un gamète non réduit et d'un gamète normal aurait pu donner naissance à une plante équilibrée, autohexaploïde partiel.

Effectivement, nous constatons, en étudiant la méiose chez *A. junceum mediterraneum*, la présence de multivalents (III, IV, VI) pour la plupart en anneaux. Par contre, la fréquence des bivalents en anneaux est plus forte que chez *A. junceum boreo-atlanticum*. De plus, la sous-espèce à $2n = 42$ est, dans l'ensemble, plus vigoureuse et plus fertile que la sous-espèce à $2n = 28$.

Aussi croyons-nous plutôt, que *A. junceum mediterraneum* dérive du croisement entre *A. junceum boreo-atlanticum* et une autre espèce diploïde. On pourrait le rattacher ainsi à la fois au groupe des autopolyploïdes et à celui des allopolyploïdes.

5° *Agropyrum intermedium* (pl 11, n° 1 à 3 et photo 5, pl. 28, photos 1 et 2, pl. 30).

Comme pour les deux espèces étudiées auparavant (*A. junceum boreo-atlanticum* et *A. junceum mediterraneum*), le comportement méiotique d'*A. intermedium* est à rapprocher de celui d'une espèce diploïde simple. Nous avons cependant observé quelques univalents et quelques multivalents (surtout des quadrivalents) à la M_1 . Nous pouvons également

relever quelques anomalies à l' A_1 et dans les D_{II} . C'est ainsi, par exemple, que nous avons noté dans les cellules-mères de la souche 506 :

à l' A_1 : 1 p. 100 des cellules avec un pont d'inversion hétérozygote, 7 p. 100 avec des univalents retardataires (1 à 3) ;

à l'intercinèse : 1 p. 100 des cellules avec un micronoyau.

Les tétrades sont normales. Tous ces clones libèrent à l'anthèse un pollen régulier (95-100 p. 100 de bons grains selon les souches). Ils ont une bonne fertilité. Ces résultats confirment, dans l'ensemble, ceux qui ont été publiés antérieurement. Quatre auteurs ont en effet étudié le comportement méiotique de cette espèce :

PETO (1936), sur 10 cellules analysée, calcule une moyenne de 0,20 quadrivalent par cellule. Il conclut à un certain degré d'hybridité structurale.

STEBBINS (1953) observe $2I_{II}$ dans la plupart des cellules avec présence exceptionnelle de multivalents.

BELL et SACHS (1953) calculent une moyenne de $20,92_{II}$ par cellule et n'observent aucun multivalent.

GAÜL (1953) analyse sept clones d'*A. intermedium*. Les moyennes par cellule varient de 19,4 à 20,6 pour les bivalents, et de 0,05 à 0,14 pour les quadrivalents. Les différences entre clones sont donc moins fortes que celles que nous avons pu observer. Cet auteur signale également moins de trivalents et de sexavalents et davantage d'univalents.

6° *A. littorale*.

L'étude de la méiose de cette espèce, et particulièrement de la M_1 , s'est révélée difficile, les bivalents restant généralement agglomérés. Nous avons pu toutefois analyser 19 cellules en M_1 chez la souche 502 : la méiose est assez régulière et elle est comparable à celle des espèces hexaploïdes dont nous avons déjà donné le détail. Nous avons observé un certain nombre de quadrivalents en M_1 (0,42 par cellule) ; deux ponts d'inversion hétérozygote en A_1 pour 50 cellules analysées. Les tétrades sont régulières, le pollen est normalement constitué et l'espèce est très fertile.

GODLEY (1947) qui est, à notre connaissance, le seul auteur ayant étudié (assez succinctement d'ailleurs) le comportement méiotique de cette espèce (*A. pungens* PERS. = *A. littorale* (HOST) DUM.) n'en donne aucune analyse détaillée, mais dit avoir observé généralement $2I_{II}$ à la diacinèse.

7° *A. repens* (Planche 12, 1 à 3).

Tous les clones analysés présentent un comportement en méiose à peu près identique. On peut noter, chez cette espèce, une augmentation sensible de la fréquence des quadrivalents par rapport à celle des autres espèces hexaploïdes (0,64 à 0,83 IV en moyenne par cellule selon la souche analysée). Les souches 493 et 495 présentent, en outre, un assez fort pourcentage de ponts d'inversion hétérozygote (12 et 18 p. 100 pour 50 cellules

observées dans chaque cas), indice d'un certain degré d'hybridité structurale. La fréquence des bivalents droits varie fortement d'un clone à l'autre (1,3 à 5,48 en moyenne par cellule).

Aucune anomalie marquante n'est à signaler aux autres stades de la méiose ; le pollen est normalement constitué (90 à 100 p. 100 de grains normaux), la fertilité est bonne.

Quelques auteurs ont déjà étudié le comportement en méiose d'*A. repens* :

STOLZE (1925), MOWERY (1929) et PETO (1930) observent $2I_{II}$ en M_I . OSTERGREN (1940) n'effectue pas une analyse détaillée des associations chromosomiques mais signale quelques anomalies et, notamment, la présence d'univalents et de quadrivalents : il suppose l'existence d'une certaine hybridité structurale, dont il voit la source dans l'allogamie de l'espèce.

8° *A. campestre* (pl. 13, 1 à 3 et photo 6 pl. 28).

La méiose de cette espèce n'a jamais encore été décrite ; les trois souches étudiées ont donné des résultats voisins.

Comme chez *A. repens*, la fréquence des quadrivalents est assez élevée, et atteint un maximum dans la souche 457 (1,53_{IV} en moyenne par cellule). Cette fréquence a d'ailleurs été probablement sous-estimée : nous avons, en effet, éliminé un grand nombre de cellules impossibles à analyser en raison de la difficulté d'interprétation, et ces cellules présentaient généralement des configurations chromosomiques complexes. La fréquence des univalents et des multivalents (III, V, VI) est faible. Aux autres stades de la méiose, nous observons toujours les mêmes anomalies : univalents retardataires (1 à 3 par cellule), ponts d'inversion hétérozygote (selon la souche de 0 à 6 p. 100 des cellules présentent un pont d'inversion avec fragment). Nous avons observé quelques ponts de division II dans la souche 492 (6 p. 100 des cellules avaient un pont en T_{II}) et dans la souche 485 (7 p. 100 des cellules avaient un pont en T_{II}). Les tétrades sont régulières, le pollen est normalement constitué, les plantes sont très fertiles.

Toutes les espèces analysées, *A. elongatum* et *A. caninum* exceptées, présentent donc d'une part un certain degré d'hybridité structurale, d'autre part une autopolyploïdie partielle. La plupart de ces espèces « diploïdes additionnelles » doivent avoir une origine complexe : autopolyploïdie, allopolyploïdie, remaniements structuraux sont vraisemblablement intervenus simultanément.

Ces premiers résultats nous permettent d'établir une classification des espèces étudiées, basée sur le degré et sur la nature de la polyplôïdie :

1° *Espèce diploïde vraie, type « AA »* : *A. elongatum*, $2n = 14$, 7_{II} en M_I .

2° *Espèces tétraploïdes.*

a) *Espèce allopolyploïde : type « AABB » : A. caninum*, $2n = 28$, 14_{II} en M_I .

Elle est formée de la juxtaposition de deux espèces diploïdes qui cohabitent sans échanger aucun gène, son comportement méiotique est celui d'un diploïde vrai.

b) *Espèce allopolyploïde segmentaire : A. junceum boreo-atlanticum*, $2n = 28$, $14_{II} \pm$ et quelques quadrivalents.

Cette espèce manifeste une faible autotétraploïdie. On peut difficilement la considérer comme un autotétraploïde typique. Nos observations et les résultats d'OSTERGREN ne nous permettent pas de la classer dans la catégorie des allopolyploïdes typiques. Cet auteur observe, en effet, dans la F_1 (*T. turgidum* $\times$ *A. junceum*) des associations dont la plupart viendraient de l'autosyndèse des chromosomes de l'*Agropyrum*. Nous ne connaissons pas la ou les espèces diploïdes qui ont contribué à sa formation, mais nous pensons qu'elle correspond assez bien à ce que STEBBINS a défini comme allopolyploïde segmentaire ⁽¹⁾ (segmental allopolyploid).

Elle peut provenir d'un croisement entre deux « *ecospecies* » très voisins du type A_1A_1 et A_2A_2 . On peut également supposer qu'elle dérive d'un autotétraploïde vrai ayant évolué par suite de remaniements structuraux des chromosomes.

3° *Espèces polyplœides complexes : A. junceum med., A. littorale, A. intermedium, A. repens* sont hexaploïdes, *A. campestre* est octoploïde. Elles peuvent être rattachées à la fois au groupe des allopolyploïdes et à celui des allopolyploïdes segmentaires.

Ces espèces présentent, en effet, quelques associations chromosomiques complexes en M_I . Les configurations le plus fréquemment observées sont des quadrivalents en anneaux : il y a donc trace d'autopolyploïdie. Mais le nombre de quadrivalents est trop faible pour qu'on puisse conclure à l'existence d'un génome à l'état quadruple. Il y aurait donc allopolyploïdie segmentaire juxtaposée à une allopolyploïdie vraie : type $A_1 A_1 A_2 A_2 B B$ pour une espèce à $2n = 42$. Pour une espèce à $2n = 56$ (*A. campestre*), on peut imaginer deux types : $A_1 A_1 A_2 A_2 B_1 B_1 B_2 B_2$ ou $A_1 A_1 A_2 A_2 B B C C$. En raison de l'affinité différentielle ⁽²⁾, seules, les associations homogénétiques ⁽³⁾ entre chromosomes homologues se manifesteront à la M_I : chez une espèce à $2n = 42$, on aurait normalement 21_{II} ($7 A_1 A_1 + 7 A_2 A_2 + 7 B B$), les quadrivalents ne se formant qu'occasionnellement ($A_1 A_1 A_2 A_2$). Le maximum de quadrivalents se rencontre chez *A. campestre* et *A. repens*.

⁽¹⁾ « A polyploid containing two pairs of genomes which possess in common a considerable number of homologous chromosomal segments or even whole chromosomes, but differ from each other in respect to a sufficiently large number of genes or chromosome segments, so that the different genomes produce sterility when present together at the diploid level. »

⁽²⁾ Définie par DARLINGTON, 1937, p. 198-200.

⁽³⁾ Définie par WADDINGTON, 1939, p. 73.

Pour vérifier ces hypothèses, il serait indispensable de connaître le comportement méiotique des formes « haploïdes ». Celles-ci ne se rencontrent que très fortuitement et le seul moyen indirect auquel on puisse avoir recours consiste à étudier les hybrides interspécifiques ou intergénériques. L'analyse du comportement méiotique de tels hybrides permet, de plus, de déterminer les relations d'homologie chromosomique entre les différentes espèces impliquées dans les croisements.

2. ÉTUDE DE QUELQUES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES

a) Possibilités de croisement.

28 combinaisons deux à deux sont théoriquement possibles à partir des *Agropyrum* français. Nous en avons tenté 14 ⁽¹⁾ et pour six d'entre elles nous avons obtenu des plantes F_1 (cf. tableau III) ⁽²⁾ qui ont fait l'objet d'une étude particulière dans ce travail. Ce sont :

157/1 *A. campestre* 485 a $\times$ *A. repens* 27 $2n = 49$.

156/3 *A. junceum mediterraneum* 30 $\times$ *A. campestre* 485 a $2n = 49$.

173/1 et 173/2 *A. junceum med.* 30 $\times$ *A. littorale* $2n = 42$.

123/3 *A. junceum med.* 156 $\times$ *A. intermedium* 506 $2n = 42$.

11/2 et 11/6 *A. campestre* 457 $\times$ *A. intermedium* 75 $2n = 48$ et 49.

13/5 *A. intermedium* 506 $\times$ *A. littorale* 502 $2n = 42$.

Nous avons généralement réussi à croiser des espèces hexaploïdes entre elles ou avec l'espèce octoploïde *A. campestre*. Bien que nos résultats soient fragmentaires, il semble que, dans la série hexaploïde, *A. repens* soit le plus difficile à croiser avec les autres espèces (*A. littorale*, *A. intermedium*, *A. junceum mediterraneum*). Nous n'avons pu le croiser qu'avec *A. campestre*.

Ces premiers résultats ne représentent que très approximativement les possibilités de croisement entre les différentes espèces. L'obtention des hybrides est souvent rendue difficile par la forte stérilité femelle et par le faible pourcentage de germination des grains.

b) Morphologie (cf. planches 38 et 39).

Les plantes F_1 obtenues présentent un fort hétérosis. Elles sont assez difficiles à caractériser du point de vue morphologique. Elles ont en effet été généralement obtenues entre espèces assez voisines, *A. junceum mediterraneum* mis à part. De plus, les espèces croisées sont de même précocité : elles fleurissent toutes à peu près à la même date ; seul *A. repens* est légèrement plus précoce.

⁽¹⁾ Nous avons de plus tenté sans résultats le croisement *A. junceum med.* $\times$ *A. (elongatum rox)*.

⁽²⁾ Les grains obtenus en 1957 n'ont pas été mis en germination.

Nous avons étudié comparativement chaque hybride et ses deux parents, en insistant sur les caractères qui différencient ces derniers (*cf.* tableaux XIII à XVIII inclus).

c) Caryotypes.

Nous pouvons nous attendre à trouver chez les hybrides F_1 une garniture chromosomique non équilibrée ($n + n'$), somme des garnitures haploïdes de chacune des espèces parentes (*cf.* tableau III). Toutes les F_1 obtenues possèdent le nombre attendu, sauf une ($11/2 A. campestre \times A. intermedium$, $2n = 48$ au lieu de 49). L'étude morphologique des chromosomes de ces différents hybrides n'a pas été entreprise : les chromosomes des parents présentent des différences trop minimes pour qu'il soit possible de les suivre avec précision chez les F_1 .

d) Méiose.

L'analyse du comportement en métaphase réductionnelle de chacun des hybrides F_1 est indiquée dans les tableaux XIX à XXII inclus. Comme pour les espèces, nous avons calculé le comportement méiotique moyen par cellule et la fréquence relative des différents types d'association chromosomique : bivalents, trivalents, quadrivalents.

On peut noter un certain nombre de caractéristiques communes à ces hybrides :

— *Assez fort pourcentage de conjugaison chromosomique en M_1 .* Les associations observées proviennent à la fois d'allosyndèse et d'autosyndèse et il est assez difficile de déterminer la proportion de chacun de ces types d'association ; la fréquence de bivalents en anneaux reste assez élevée dans la plupart des cas.

— *Anomalies classiques chez les hybrides aux autres stades de la méiose* ⁽¹⁾.

On peut observer des univalents retardataires : ils forment assez souvent une plaque équatoriale secondaire et se clivent prématurément ; les chromatides ainsi formées rejoignent assez rapidement les chromosomes déjà disjoints (on observe relativement peu de micro-noyaux à l'intercinèse). Bien que contenant généralement quelques micro-noyaux supplémentaires, les tétraspoires sont assez régulières : le nombre des spores est toujours de 4.

— *Mauvaise conformation du pollen.* Le pollen dégénère rapidement et les étamines sont indéhiscences : au stade correspondant à l'anthèse tous les grains de pollen sont vides ; les plantes sont totalement stériles

⁽¹⁾ Pour les stades d' A_1 , T_1 et intercinèses, les moyennes ont été établies sur 50 cellules ; en ce qui concerne les tétrades, 25 tétrades, soit 100 tétraspoires, ont été analysées.

TABEAU XIII

Caractères de l'hybride F₁ A. campestre × A. repens, comparé à ses deux parents.

	A. campestre (485) ♀	F ₁ (157)	A. repens (27) ♂
<i>Limbe de la dernière feuille :</i>			
Aspect général	Plan, parfois enroulé à la pointe, dressé, raide et dur, très glauque, auriculé (oreillettes courtes et larges).	Plan, dressé, raide et dur, glaurescent, auriculé (oreillettes courtes et larges).	Plan, dressé ou horizontal, assez mou, non glauque, non auriculé.
Face interne	Nervures grosses et irrégulières, très rudes (épines grosses et courtes).	Nervures fines et régulières, rudes (épines grosses et courtes).	Nervures fines et régulières, rudes (épines longues et fines).
Face externe	Rude, légèrement carénée, finement nervurée.	Lisse, légèrement carénée.	Carénée, lisse.
<i>Epi :</i>			
Longueur (cm)	21 (19-24)	15 (14-17)	16 (14-19)
Rachis	Scabre, épines fines et rares.	Scabre, épines fines et rares.	Scabre, épines fines et serrées.
<i>Épillet :</i>			
Nombre moyen d'épillets par épi.	25 (21-30)	20 (17-23)	15 (11-18)
Longueur moyenne, (mm)	19 (16-26)	17 (13-18)	17 (15-19)
Rapport épillet/entre-nœud	2,8	3	1,9
Nombre de fleurs par épillet	7 (5-9)	5 (3-7)	4 (4-5)
<i>Glume inférieure :</i>			
Longueur moyenne, (mm)	9 (8-10)	8 (7-10)	11 (9-12)
Rapport glume/épillet	0,47	0,50	0,62
Présence de poils ou d'épines sur la carène	Épines sur le tiers supérieur seulement.	Épines rares et courtes, plus denses au sommet.	Épines nombreuses et grosses sur toute la carène.
Forme du sommet	Aigu, faiblement mucroné.	Aigu, acuminé ou légèrement aristé.	Aigu, acuminé ou légèrement aristé.

TABLEAU XIV

Caractères de l'hybride F₁ A. junceum med. × A. campestre, comparé à ses deux parents.

	A. junceum mediterraneum ♀	F ₁ (156/3)	A. campestre (485a) ♂
<i>Feuille (dernière feuille) :</i>			
<i>Gaine</i>	Velue.	Légèrement velue.	Glabe.
<i>Limbe</i>	Plan, parfois enroulé sur les bords, retombant, mou, bords lisses.	Plan, parfois enroulé en hélice à la pointe, raide et dur, bordé d'une ligne blanche scabre.	Plan, parfois enroulé en hélice à la pointe, dressé, raide et dur, bordé d'une ligne blanche scabre.
<i>Face interne</i>	Nervures profondes, nombreuses et régulières, velues (poils courts, fins et denses).	Nervures profondes, scabres (épines grosses, courtes et denses).	Nervures profondes, irrégulières, scabres (épines grosses, courtes et denses).
<i>Face externe</i>	Lisse, non carénée.	Lisse, finement striée, non carénée.	Rude, finement nervurée, légèrement carénée.
<i>Chaume</i>	Plein, fragile.	Demi-plein, non fragile.	Demi-plein, non fragile.
<i>Epi :</i>			
<i>Longueur (cm)</i>	23 (19-27)	22 (18-25)	21 (19-24)
<i>Rachis</i>	Lisse, fragile, face externe convexe et profondément nervurée.	Scabre sur les bords, peu fragile, face externe très légèrement convexe.	Scabre sur les bords, non fragile, face externe plate.
<i>Épillet :</i>			
<i>Nombre moyen d'épillets par épi</i>	11 (9-12)	16 (13-18)	25 (21-28)
<i>Longueur moyenne (mm)</i>	27 (24-30)	25 (23-29)	19 (16-26)
<i>Rapport épillet/entre-nœud</i>	1,3	2,1	2,8
<i>Nombre de fleurs par épillet</i>	5 (4-6)	7 (5-8)	7 (5-9)
<i>Glume inférieure :</i>			
<i>Longueur de la glume (mm)</i>	16 (13-18)	13 (11-14)	9 (8-10)
<i>Rapport glume/épillet</i>	0,58	0,50	0,47
<i>Forme générale</i>	Linéaire-oblongue.	Linéaire-oblongue.	Ovale-lancolée.
<i>Forme du sommet</i>	Arrondi ou légèrement échancré.	Subobtus.	Aigu.
<i>Pilosité de la carène</i>	Légèrement atténué, mutique, lisse.	Lisse.	Scabre sur le tiers supérieur.

TABLEAU XV. — *Caractères de l'hybride F₁ A. junceum med. × A. littorale, comparé à ses deux parents.*

	A. junceum mediterraneum ♀	F ₁ (173)	A. littorale ♂
<i>Feuille</i> (dernière feuille) :			
<i>Gaine</i>	Velue.	Glabe, finement striée.	Glabe, finement striée.
<i>Limbe</i>	Plan, parfois enroulé sur les bords, rebombant, mou, large, bords lisses, auriculé (oreillettes très courtes, ligule membraneuse, plus large que le limbe à son point d'attache).	Plan, souvent légèrement enroulé à la pointe, rebombant, raide et dur, demi-large, bords scabres, auriculé (oreillettes filiformes, ligule membraneuse, plus large que le limbe à son point d'attache).	Plan, enroulé à la pointe, horizontal, raide et dur, étroit et court, bords scabres, auriculé (ligule très courte, plus courte que le limbe à son point d'attache).
<i>Face interne</i>	Nervures profondes, nombreuses et régulières, finement velues.	Nervures profondes, nombreuses et régulières, scabres sur toute la surface.	Nervures profondes, nombreuses et régulières, scabres sur toute la surface.
<i>Epi</i> :			
<i>Longueur</i> (cm)	23 (19-27)	26 (20-29)	14 (11-16)
<i>Rachis</i>	Très fragile, lisse, large, épais.	Peu fragile (intermédiaire), scabre au bord (épines fines et espacées), demi-large, demi-épais.	Non fragile, scabre au bord (épines fines et espacées), étroit et mince.
<i>Épillet</i> :			
<i>Nombre moyen d'épillets par épi.</i>	11 (9-12)	25 (15-29)	17 (13-19)
<i>Longueur moyenne</i> (mm)	27 (24-30)	19 (12-25)	20 (18-20)
<i>Rapport épillet/entre-neud</i>	1,3	1,9	3
<i>Nombre de fleurs par épillet</i>	5 (4-6)	5 (1-7)	8 (7-9)
<i>Glume inférieure</i> :			
<i>Longueur moyenne</i> (mm)	16 (13-18)	11 (10-12)	9 (8-10)
<i>Rapport glume/épillet</i>	0,58	0,57	0,46
<i>Forme générale</i>	Linéaire-oblongue.	Linéaire-oblongue (± interméd.),	Ovale-lancéolée.
<i>Ploité de la carène et des nervures</i>	Lisse.	Lisse, parfois quelques épines sur la carène et les nervures.	Scabre (épines fines, plus denses au sommet).
<i>Forme du sommet</i>	Arrondi ou légèrement échancré, légèrement atténué, mutique.	Intermédiaire, plus ou moins aigu ou acuminé.	Aigu, parfois acuminé.
<i>Glumelles</i> :			
<i>Importance de la carène sur la glumelle inférieure</i>	Légèrement carénée sur le tiers supérieur.	Carénée dans la partie supérieure.	Carénée sur toute la longueur.
<i>Rapport entre les deux glumelles.</i>	Glumelle supérieure beaucoup plus courte que l'inférieure.	Glumelle supérieure presque égale à l'inférieure.	Glumelle supérieure égale à l'inférieure.

TABLEAU XVI

Caractères de l'hybride F₁ A. junceum med. × A. intermedium, comparé à ses deux parents.

	A. junceum med. ♀	F ₁ (123)	A. intermedium (506) ♂
<i>Feuille (dernière feuille) :</i>			
<i>Gaine</i>	Velue, longue, recouvrant les nœuds.	Glabre, courte, ne recouvrant pas les nœuds, finement striée, anthocyanée à bords membraneux légèrement scabre.	Glabre, courte, ne recouvrant pas les nœuds, poils marginaux.
<i>Limbe</i>	Retombant, mou, à bords lisses.	Dressé, raide et dur, bordé d'une ligne blanche scabre.	Dressé, raide et dur, bordé d'une ligne blanche scabre.
<i>Face interne</i>	Nervures profondes, nombreuses et régulières, couvertes de poils fins et courts.	Nervures profondes, nombreuses, fines et irrégulières, scabres et velue (épinées courtes et poils longs et fins).	Nervures peu profondes, irrégulières, couvertes d'épines grosses et courtes.
<i>Face externe</i>	Non carénée.	Peu ou pas carénée.	Fortement carénée.
<i>Chaume</i>	Très fragile, plein.	Fragile, demi-croix.	Non fragile, demi-croix.
<i>Epi :</i>			
<i>Longueur (cm)</i>	23 (19-27)	35 (32-38)	22 (19-25)
<i>Rachis</i>	Très fragile, lisse.	Peu fragile, scabre sur les bords (épinées courtes et espacées).	Non fragile, scabre sur les bords et sur les nervures (épinées fines et espacées).
<i>Épillet :</i>			
<i>Nombre moyen d'épillets par épi.</i>	11 (9-12)	17 (16-18)	24 (10-27)
<i>Longueur moyenne (mm)</i>	27 (24-30)	27 (25-30)	17 (15-10)
<i>Rapport épillet/entre-nœud</i>	1,3	1,5	2,3
<i>Nombre fleurs/épillet</i>	5 (4-6)	7 (5-8)	5 (1-6)
<i>Glume inférieure :</i>			
<i>Longueur moyenne (mm)</i>	16 (13-18)	11 (10-13)	6 (6-7)
<i>Rapport glume/épillet</i>	0,58	0,41	0,56
<i>Forme générale</i>	Linéaire-oblongue.	Linéaire-oblongue.	Linéaire-ovale.
<i>Importance de la carène</i>	Carénée.	Faiblement carénée.	Faiblement carénée.
<i>Forme du sommet de la glume</i>	Arrondi ou légèrement échancré, légèrement atténué.	Arrondi ou légèrement échancré.	Très obtus, obliquement tronqué, parfois légèrement échancré.
<i>Glumelle inférieure :</i>			
<i>Forme générale</i>	Lancéolée, atténuée au sommet.	Linéaire, atténuée au sommet.	Ovale.
<i>Rapport entre les glumelles</i>	Glumelle supérieure < glumelle inférieure.	Glumelle supérieure < glumelle inférieure.	Glumelle supérieure = glumelle inférieure, parfois plus large que l'inférieure.

TABLEAU XVII

Caractères de l'hybride F_1 A. campestre $\times$ A. intermedium, comparé à ses deux parents.

	A. campestre (457) ♀	F_1 (11)	A. intermedium (75) ♂
<i>Feuille (dernière feuille) :</i>			
<i>Gaine</i>	Glabre, bords membraneux.	Glabre, poils marginaux, bords membraneux.	Glabre, poils marginaux.
<i>Limbe</i>			
Face interne	Nervures profondes, irrégulières, très rudés (épines grosses et courtes).	Nervures profondes, irrégulières, très rudés (épines grosses et courtes), velues.	Nervures peu profondes, régulières, velues.
Face externe	Non glauque, non carénée, finement striée.	Glauque, carénée, lisse.	Glauque, carénée, lisse.
<i>Epi :</i>			
Longueur (cm)	18 (16-21)	22 (20-26)	28 (24-31)
<i>Épillet :</i>			
Nombre moyen d'épillets par épi.			
Longueur moyenne (mm)	24 (21-27)	26 (23-33)	30 (26-34)
Rapport épillet/entre-nœud	16 (15-19)	20 (18-23)	18 (16-20)
Nombre de fleurs par épillet	^{2,4} 5 (4-6)	^{2,6} 6 (4-7)	² 6 (5-8)
<i>Glume inférieure :</i>			
Longueur moyenne (mm)	8,5 (8-9)	9,5 (8-10)	9,8 (9-11)
Rapport glume/épillet	^{0,53}	^{0,47}	^{0,55}
Forme du sommet	Aigu.	Très obtus.	Très obtus.

TABLEAU XVIII

Caractères de l'hybride F₁ A. intermedium × A. littorale, comparé à ses deux parents.

	A. intermedium (506) ♀	F ₁ (13)	A. littorale (502) ♂
<i>Feuille</i> (dernière feuille) :			
<i>Gaine</i>	Glabe, poils marginaux, lisse.	Glabe, poils marginaux, lisse.	Glabe, pas de poils marginaux, finement striée.
<i>Limbe</i>	Plan, dressé, large, raide, glaucescent à bords scabres, auriculé (oreillettes courtes et larges).	Plan, dressé, étroit et court, raide et dur, glaucescent, bordé d'une ligne blanche très étroite scabre, auriculé (oreillettes filiformes).	Plan, horizontal, étroit et court, raide et dur, très glauque, bordé d'une ligne blanche très scabre, auriculé (oreillettes filiformes).
<i>Face interne</i>	Nervures peu profondes, irrégulières, rudes (épines grosses et courtes).	Nervures peu profondes (± intermédiaires) rapprochées, régulières, scabres (épines courtes et grosses et épines longues et fines).	Nervures profondes, régulières, scabres (épines très courtes).
<i>Face externe</i>	Lisse, fortement carénée.	Lisse, légèrement carénée.	Lisse, peu ou pas carénée.
<i>Epi</i> :			
Longueur (cm)	22 (19-25)	14 (12-16)	14 (11-16)
<i>Épillet</i> :			
Nombre moyen d'épillets par épi.	24 (19-27)	16 (13-18)	17 (13-19)
Longueur moyenne (mm)	17 (15-19)	17 (11-19)	20 (18-20)
Rapport épillet/entre-nœud	2,3	2,1	3
Nombre fleurs/épillet	5 (4-6)	6 (3-6)	8 (7-9)
<i>Glume inférieure</i> :			
Longueur moyenne (mm)	6 (6-7)	8 (7-9)	9 (8-10)
Rapport glume/épillet	0,36	0,49	0,46
Forme générale	Linéaire-ovale.	Linéaire-oblongue.	Ovale-lancolée.
Forme du sommet	Très obtus, obliquement tronqué, mutique.	Obtus, obliquement tronqué, mutique.	Aigu, parfois acuminé.
<i>Glumelles</i> :			
Rapport entre les deux glumelles.	Égales, Gl. sup. quelquefois plus large que l'inférieure.	Gl. sup. Légèrement plus courte, aussi large que l'inférieure.	Gl. sup. Beaucoup plus courte, aussi large que l'inférieure.

TABLEAU XIX. — Étude comparative du comportement en M_1 de quelques hybrides F_1 entre espèces d'Agropyrum

	N° de la souche	Nbre de chromosomes	Nbre de cellules analysées	I		II		III		IV		V		VI
				Extrêmes	Moyennes	Extr.	Moyen.	Extr.	Moyen.	Extr.	Moyen.	Extr.	Moyen.	
A. campestre × A. repens	157/1	49	21	11-24	17,66	8-19	13,66	0-2	0,38	0-2	0,71	—	0	0
A. junceum med. × A. campestre	156/3	49	44	4-10	5,57	13-22	18,75	0-3	1,02	0-3	0,57	0-1	0,1	0,02
A. junceum med. × A. littorale	173/1 173/2	42 42	3 9	2-16	9,83	9-14	11,17	1-4	2,17	0-3	0,83	—	0	0
A. junceum med. × A. intermedium	123/1 123/3(1)	42 42	7 40	1-12 2-13	5,71 7	5-12 5-13	8,28 8,42	2-8 0-8	5,14 4,2	0-3 0-3	0,86 1	—	0	0,01 0,12
A. intermedium × A. littorale	13/5	42	21	1-10	5,58	6-17	12,24	0-4	1,62	0-4	1,33	0-1	0,33	0,05
A. campestre × A. intermedium	11/2(2) 11/6	48 49	40 28	7-20 4-13	13,18 9,14	7-18 8-19	13,35 14,18	0-4 0-5	1,25 1,64	0-3 0-3	0,80 1,32	0-1 0-1	0,12 0,21	0,02 0,04
Hybride naturel (A. Tallonii ?)	490	49	24	1-8	3,42	15-23	18,62	0-5	2,46	0-1	0,13	0-1	0,04	0,04

(1) + 0,025 (0-1) VII

(2) + 0,02 (0-1) IX

TABLEAU XX — Fréquence relative des différents types de bivalents observés chez les hybrides F_1 entre espèces d'Agropyrum

No de la souche	Nbre de cellules analysées	Nbre de II par cellule	% de chromosomes à l'état II	Fréquence des deux types de bivalents				Nombre de chiasmata		
				droits		anneaux		par cellule		par élément conjugué
				Extr.	Moyen.	Extr.	Moyen.	Moyen.	Erreur standard	
A. campestre × A. repens	157/1	21	13,66	1-8	4,33	4-11	9,33	31,71	68,29	0,84
A. junceum med. × A. campestre	156/3	44	18,75	0-5	2,73	10-21	16,02	14,54	85,45	0,91
A. junceum med. × A. intermedium	123/3	40	8,42	1-6	3,80	1-7	4,62	45,10	54,90	0,77
A. intermedium × A. littorale	13/5	21	12,24	1-7	4,33	3-13	7,90	35,41	64,59	0,82
A. campestre × A. intermedium	11/2	40	13,35	2-11	6,12	2-10	7,23	45,88	54,12	0,77
Hybride naturel (A. Tallonii ?)	11/6	28	14,18	1-11	5,43	6-13	8,75	38,29	61,71	0,80
	490	24	18,62	0-4	2,46	12-20	16,16	13,20	86,80	0,91

TABLEAU XXI

Fréquence relative des différents types de trivalents observés chez les hybrides F₁ entre espèces d'Agropyrum

	Numéro de la souche	Nombre de cellules analysées	Nombre de III par cellule	% de chromosomes à l'état III	Fréquence des différents types de trivalents					
					Fréquence observée			% par rapport au total des III		
					2 chiasmata	3 chiasmata	4 chiasmata	2 chiasmata	3 chiasmata	4 chiasmata
A. campestre × A. repens	157/1	21	0,38	2,33	6	2	0	75	25	0
A. junceum mcd. × A. campestre....	156/3	44	1,02	6,26	30	15	0	66,66	33,33	0
A. junceum med. × A. intermedium..	123/3	40	4,20	3,00	127	41	0	75,59	24,41	0
A. intermedium × A. littorale.....	13/5	21	1,62	11,56	23	11	0	67,65	32,35	0
A. campestre × A. intermedium.....	11/2	40	1,25	7,81	40	10	0	80	20	0
Hybride naturel (A. Tallonii ?)	490	28	1,64	10,66	38	8	0	82,61	17,40	0
		24	2,46	9,50	40	18	1	67,80	30,51	1,69

TABLEAU XXII

Fréquence relative des différents types de quadrivalents observés chez les hybrides F₁ entre espèces d'Agropyrum

	Numéro de la souche	Nombre de cellules analysées	Nombre de IV par cellule	% de chromosomes à l'état IV	Fréquence des différents types de IV				
					Fréquence observée		% par rapport au total des IV		
					3 chiasmata	4 chiasmata	5 chiasmata	3 chiasmata	4 chiasmata
A. campestre × A. repens.....	157/1	21	0,71	5,83	4	11	0	26,66	73,33
A. junceum med. × A. campestre....	156/3	44	0,57	46,38	14	9	2	36	8
A. junceum med. × A. intermedium..	123/3	40	1	9,52	31	9	0	77,50	0
A. intermedium × A. littorale.....	13/5	21	1,33	12,70	18	10	0	64,29	35,71
A. campestre × A. intermedium.....	11/2	40	0,80	6,66	28	4	0	87,50	0
Hybride naturel (A. Tallonii ?)	11/6	28	1,32	10,79	27	10	0	72,97	27,03
	490	24	0,13	1,02	0	3	0	100	0

bien que présentant un assez fort appariement en M_1 : cet appariement n'indique probablement pas une homologie parfaite des chromosomes associés.

Pour chacun des hybrides, nous pouvons, en outre, noter les particularités suivantes :

1° *A. campestre* $\times$ *A. repens*, $2n = 49$ (cf. fig. 2, pl. 14 et photo 1, pl. 29).

M_1 : quatre génomes complets sont associés sous forme de bivalents (13, 66 II).

Deux génomes et demi restent sous forme d'univalents.

Un demi-génome forme des trivalents et des quadrivalents.

A_1 , T_1 : on peut noter quelques ponts d'inversion hétérozygote (environ 5 p. 100 des cellules présentent un pont).

Intercinèses : 19 p. 100 des cellules ont des micro-noyaux ; chaque cellule possède en moyenne 0,21 micro-noyau.

Divisions II : on observe quelques anomalies (stades dessynchronisés dans une même cellule-mère, chromatides isolées aux pôles ou sur le fuseau).

Tétraspores : elles sont assez régulières (30 p. 100 des tétraspores ont des micro-noyaux ; chacune d'elles en possède 0,31 en moyenne).

Pollen : 0,4 à 0,5 p. 100 des grains sont normalement constitués.

2° *A. junceum med.* $\times$ *A. campestre*, $2n = 49$ (cf. fig. 1, pl. 14 et photo 3 et 4 pl. 29).

M_1 : environ 6 génomes sont associés sous forme de bivalents (18, 75, 11), environ 1 génome reste sous forme d'univalents (5,57).

Il existe, de plus, quelques trivalents et quadrivalents.

A_1 , T_1 : on peut noter de nombreuses anomalies :

— des ponts d'inversion hétérozygote (25 p. 100 des cellules présentent au moins un pont) ; le maximum de ponts observé par cellule est 3, ce qui est l'indice d'une assez forte hybridité structurale ; nous n'avons cependant pas pu déterminer le nombre et l'importance des inversions : les fragments observés sont toujours très petits et indifférenciables ;

— des fragments sans pont (jusqu'à 6 par cellule) vraisemblablement dus à des ruptures spontanées de chromosomes ;

— de nombreux univalents clivés disposés en plaque équatoriale secondaire (5,16 en moyenne pour 42 cellules analysées).

Intercinèses : 21 p. 100 des cellules ont des micronoyaux, chaque cellule possède en moyenne 0,28 micronoyau.

Divisions II et tétraspores : elles n'ont pu être observées ; les cellules s'isolent à l'intercinèse et dégénèrent.

Pollen : tous les grains de pollen observés sont vides.

3° *A. junceum med.* $\times$ *A. littorale*, $2n = 42$.

Il correspondrait à l'hybride naturel $\times$ *A. Duvallii* ROUY, var.

mediterraneum S. Comme pour *A. littorale*, il a été impossible de faire une étude précise du comportement en métaphase I de cet hybride : 12 cellules seulement ont pu être analysées (173/1 : 3 cellules ; 173/2 : 9 cellules) et la moyenne n'est donnée qu'à titre indicatif. Nous avons pu observer d'assez fortes anomalies : des chromosomes longs et effilés n'ayant pas subi une contraction normale, et parfois anastomosés, des associations en chaînes complexes et entremêlées, des fragments de chromosomes assez nombreux, des plasmodes contenant de nombreux chromosomes en voie de dégénérescence.

Quelques étamines contiennent toutefois des grains de pollen, d'ailleurs vides et très irréguliers.

4° *A. junceum med.* × *A. intermedium*, $2n = 42$ (cf. fig. 3, pl. 14 et photo 6, pl. 29).

Deux plantes F_1 ont été analysées, l'une d'elles ayant fait l'objet d'une étude plus complète. Nous pouvons résumer ainsi l'ensemble des observations effectuées :

M_1 : elle est surtout caractérisée par un très fort pourcentage de trivalents (4,2 en moyenne par cellule, soit 30 p. 100 des chromosomes) un seul génome reste à l'état d'univalent.

Deux génomes environ sont associés sous forme de bivalents (8,28 II) les autres chromosomes sont répartis en associations de plus de trois chromosomes.

A_1, T_1 : 16 p. 100 des cellules présentent des ponts d'inversion hétérozygote (un pont, parfois deux, par cellule).

Divisions II : pas d'anomalies marquantes : seuls quelques ponts de division II ont pu être observés.

Tétraspores : 74 p. 100 des tétraspores ont des micronoyaux (1,37 en moyenne par cellule).

Pollen : les étamines contiennent 0,4 à 0,5 p. 100 de grains normalement constitués.

5° *Agropyrum intermedium* 506 × *A. littorale* 502 13/5, $2n = 42$.

Comme tous les hybrides réalisés avec *A. littorale*, celui-ci s'est révélé difficilement interprétable : des associations en chaîne souvent entremêlées rendent impossible l'analyse détaillée de certaines cellules. La moyenne des 21 cellules analysées met en évidence :

M_1 : environ un génome à l'état univalent, quatre génomes à l'état bivalent (12, 24 II) et le reste sous forme d'associations supérieures à 2 (particulièrement III et IV).

A_1, T_1 : 14 p. 100 des cellules présentent des ponts d'inversion hétérozygote et le nombre des univalents clivés se répartissant par chromatide à chacun des pôles varie de 0 à 7.

Intercinèses et Divisions II : ces différents stades n'ont pu être analysés en détail ; toutefois, le nombre de micronoyaux présents à l'inter-

cinèse n'était pas très élevé et il n'y avait pas d'anomalies marquantes à la division homéotypique.

Tétraspores : 66 p. 100 des tétraspores ont des micronoyaux (1,03 micronoyau en moyenne par cellule).

Pollen : 5 p. 100 environ des grains de pollen paraissent normalement constitués, la plante est stérile.

6^o *A. campestre* $\times$ *A. intermedium* 11/2, $2n = 48$; 11/6, $2n = 49$ (cf. photo 5, pl. 29).

Deux plantes hybrides ont été analysées ; l'une d'elles était aneu-ploïde. Le comportement moyen de ces deux plantes est assez semblable : la plante à 48 chromosomes possède seulement quelques univalents supplémentaires. On peut résumer ainsi l'ensemble des observations :

M_1 : deux génomes environ restent inappariés, quatre génomes environ sont associés sous forme de bivalents (14, 18 II) ; les autres chromosomes constituent des associations en chaîne, allant du trivalent au nonavalent.

A_1 , T_1 : 30 p. 100 environ des cellules présentent un pont d'inversion hétérozygote et les univalents sont groupés en plaque équatoriale secondaire (5 à 10₁ par cellule, en moyenne 7,57 pour 30 cellules étudiées). En comparant cette moyenne à celle des univalents observés en M_1 , on peut admettre qu'un certain nombre d'entre eux se répartissent à chacun des pôles, en même temps que les chromosomes associés.

Intercinèses : 38 p. 100 des cellules ont des micronoyaux à l'intercinèse (0,5 noyau par cellule, pour 25 cellules observées).

Divisions II et tétraspores : il n'existe aucune anomalie marquante par rapport à ce que nous avons signalé chez les autres hybrides ; 48 p. 100 des tétraspores ont des micronoyaux, chacune possède en moyenne 0,67 micronoyau.

Pollen : 10 p. 100 environ des grains semblent normalement constitués.

Hybrides naturels.

Pour compléter cette étude des hybrides interspécifiques, nous avons envisagé l'analyse de quelques-unes des formes hybrides naturelles les plus fréquentes : *A. Duvalii* et *A. acutum*, $2n = 35$, et 42, hybride entre l'un des *Agropyrum junceum* et un *Agropyrum* hexaploïde, probablement *A. littorale*.

A. Tallonii présumé (*A. campestre* $\times$ *A. repens*), souche 490, $2n = 49$.

Aucun de ces hybrides naturels à $2n = 35$, ou $2n = 42$ avec *A. junceum boreo-atlanticum* et *A. junceum mediterraneum* n'a pu faire l'objet d'une étude détaillée à la M_1 . Il y a généralement très peu d'univalents, mais des associations en chaînes intriquées rendant l'interprétation très difficile. Des phénomènes de cytomixie sont visibles à différents stades de la méiose.

Les quelques observations effectuées sur les différentes souches précitées peuvent se ramener à ceci :

A. acutum ou *Duvalii* : deux clones à $2n = 35$ récoltés sur la côte atlantique ont été étudiés : tous présentaient des figures complexes, des associations en chaîne tout à fait aberrantes, le plus souvent ininterprétables. Tous les stades, de la prophase au grain de pollen, se trouvaient généralement à l'intérieur d'une même étamine ; la plupart des cellules présentaient des fragments en très grande quantité et des ponts (jusqu'à 3 ponts par cellule dans la souche 450). Deux clones à $2n = 42$ récoltés sur la côte méditerranéenne se comportaient de même.

A. Tallonii : une plante à 49 chromosomes, la souche 490 a été analysée (cf. tableaux XIII à XVI). Bien que stérile, elle présente une fréquence d'association chromosomique beaucoup plus forte que celle des hybrides *A. campestre* $\times$ *A. repens* que nous avons réalisés expérimentalement (45, 58 chromosomes associés).

Il y a peu d'anomalies après la métaphase réductionnelle (0 à 4 univalents retardataires en A_1 , 2 p. 100 de ponts d'inversion hétérozygote, 0,38 micronoyau en moyenne par cellule à l'intercinèse, 0,23 micronoyau en moyenne par tétraspore).

Les étamines, indéhiscentes, renferment environ 50 p. 100 de grains de pollen apparemment normaux.

3. CONCLUSION : CLASSIFICATION DES AGROPYRUM FRANÇAIS

Quels faits nouveaux l'étude des *Agropyrum* et des hybrides interspécifiques vient-elle apporter pour l'établissement des relations phylogéniques entre les différentes espèces d'*Agropyrum* ?

1^o Du point de vue morphologique, les espèces peuvent être définies par un ensemble de caractères ou plutôt de différences. Nous pouvons cependant constater de nombreuses analogies, par exemple entre

A. elongatum, *A. intermedium* et *A. junceum mediterraneum*,

A. littorale, *A. intermedium* et *A. campestre*,

A. campestre et *A. repens*,

A. repens et *A. caninum*.

2^o En ce qui concerne les possibilités de croisement, les résultats sont fragmentaires. Signalons cependant que les tentatives de croisement entre *A. elongatum* à souche cespiteuse et les *Agropyrum* à souche traçante ont été infructueuses. Dans les quelques combinaisons tentées (cf. tableau III), nous avons généralement observé un début de développement de l'embryon et de l'albumen, mais les grains, mal conformés, n'ont pas germé.

Dans la série hexaploïde, nous avons croisé toutes les espèces hexa-

ploïdes entre elles et avec *A. campestre* ⁽¹⁾ ; seul *A. repens* fait exception. Cette dernière espèce semble donc s'isoler des trois autres. Il existe cependant un lien entre les deux groupes. Nous avons en effet croisé *A. campestre* avec *A. junceum mediterraneum* et *A. intermedium* d'une part, avec *A. repens* d'autre part. Il existe de plus des hybrides naturels entre *A. junceum boreo-atlanticum* et *A. repens* ou *A. littorale*.

3° L'étude des caryotypes nous a permis de mettre en évidence des différences intéressantes, mais là encore nous pouvons constater une assez grande homogénéité ; le nombre reste l'élément prépondérant : *A. caninum*, *A. repens* et *A. campestre* pourraient être isolés du groupe des cinq autres. On peut, par contre, rapprocher *A. elongatum* et les deux types d'*A. junceum*, *A. intermedium* et *A. littorale*.

4° L'étude de la méiose nous a permis de confirmer le rang d'« espèce » de tous les types étudiés. Ces espèces diploïdes additionnelles ont une origine hybride complexe, mais elles sont stabilisées et fertiles et leur comportement méiotique est à rapprocher de celui des espèces diploïdes malgré les quelques anomalies que nous avons pu signaler.

5° L'étude des hybrides interspécifiques confirme la nature des espèces hexaploïdes utilisées dans les croisements. Elles seraient bien, en effet, à la fois des allopolyploïdes segmentaires et des allopolyploïdes vrais. L'*Agropyrum campestre* pourrait provenir de la juxtaposition de deux allotétraploïdes segmentaires. Dans les deux cas, une ou plusieurs hybridations interspécifiques ou intergénériques seraient intervenues.

Les fréquences d'association chromosomique relativement élevées chez la plupart des hybrides étudiés pourraient s'expliquer de la manière suivante :

1° Associations autosyndétiques.

Chez une espèce allopolyploïde segmentaire (2 génomes $A_1 + 2$ génomes A_2), il se forme surtout des associations bivalentes homogénétiques du type A_1A_1 et A_2A_2 : en raison de l'affinité différentielle, les bivalents hétérogénétiques (A_1A_2) et les quadrivalents ($A_1A_1A_2A_2$) sont rares.

Les hybrides réalisés avec cette espèce portent une fois les génomes A_1 et A_2 ; si aucun autre génome du groupe A n'est présent, l'homologie entre A_1 et A_2 est suffisante pour qu'il y ait formation de bivalents hétérogénétiques du type A_1A_2 .

Dans ces conditions, si l'on compare les bivalents chez les hybrides et chez les parents, il y a relativement plus de bivalents droits (ou moins de bivalents en anneaux) chez les hybrides ; la fréquence des chiasmata est en effet plus faible lorsque les chromosomes associés sont moins homologues.

(1) Le croisement *A. campestre* $\times$ *A. littorale* n'a pas été tenté.

2° Associations allosyndétiques.

Une homologie assez forte existerait également entre les chromosomes des différentes espèces ; ce fait est confirmé, outre la présence des nombreux bivalents, par celle d'associations multivalentes et particulièrement trivalentes.

Il est difficile de déterminer avec précision la part de chacun de ces deux types d'association, d'autant plus qu'il existe également un certain degré d'hybridité structurale.

L'étude des formes haploïdes, la recherche et l'utilisation d'analyseurs diploïdes et, enfin, la resynthèse des espèces pourra seule permettre de conclure avec certitude. Néanmoins, en tenant compte des conclusions d'OSTERGREN (1940) sur *A. junceum boreo-atlanticum*, de STEBBINS (1953) et de GAÜL (1953) sur *A. intermedium*, de STEBBINS (1956) sur *A. caninum*, nos observations personnelles nous permettent de faire les hypothèses suivantes au sujet des formules génomiques des différentes espèces d'*Agropyrum* :

A. elongatum, $n = 7$, un génome E.

A. caninum, $n = 14$, deux génomes : S (*A. spicatum*), X (espèce inconnue) (STEBBINS et al. 1955).

A. junceum boreo-atlanticum, $n = 14$ deux génomes voisins, J_1J_2 (OSTERGREN 1940) ; J provenant d'une espèce diploïde inconnue.

A. junceum mediterraneum, $n = 21$ trois génomes : J_1, J_2, E_3 .

A. intermedium, $n = 21$ trois génomes : E_1, E_2, N_1 (c'est l'une des hypothèses de STEBBINS, 1953).

A. campestre, $n = 28$, quatre génomes : K_1, K_2, E_4, E_5 . — K pourrait être apparenté à N.

A. littorale, $n = 21$, trois génomes : N_2, N_3, Y_1 . — Y pourrait être apparenté à J.

A. repens, $n = 21$, trois génomes : R_1, R_2, Z_1 . — L'origine de R et Z est inconnue, l'un ou l'autre de ces génomes, probablement R, doit être apparenté à K.

Les relations entre *repens* et *littorale*, *junceum* et *intermedium* d'une part, entre *littorale* et *campestre* d'autre part, restent encore à définir.

Ces hypothèses nous conduisent, pour les croisements étudiés, aux combinaisons suivantes (cf. tableau XXIII).

$1^0 A. campestre \times A. repens, 2n = 49. \frac{K_1 K_2 E_4 E_5}{R_1 R_2 Z_1}$
soit théoriquement :

$7_1 + 21_{II}$ avec une variabilité assez grande du fait de l'homologie partielle de chacun des génomes constituants pour

$$(17,66_1 + 13,66_{II} + 0,38_{III} + 0,71_{IV} \text{ observés})$$

TABLEAU XXIII

Résultats observés dans l'étude des associations chromosomiques chez les Agropyrum, et valeurs théoriques (Th.) déduites des formules génomiques proposées.

$\bar{Q}$	$\bar{N}$	A. junceum med. $J_1 J_2 E_3$	A. luteole $N_2 N_3 V_1$	A. campestre $K_1 K_2 E_4 E_5$	A. repens $R_1 R_2 Z_1$	A. intermedium $E_1 E_2 N_1$
A. junceum med. $J_1 J_2 E_3$		20,00n + 0,02iv + 0,02vi 0,83i + 11,17n + 2,17iv 5,57i + 18,75n + 1,02m + 0,83vi (12 cellules)	Th. 14i + 14n 0,21i + 20,05n + 0,42iv (10 cellules) Th. ~ 21n (+ IV)	1,07i + 23,64n + 0,25m + 1,53iv Th. ~ 28n (+ IV)	non réussi non tenté Th. ~ 7i + ~ 21n 0,12i + 10,20n 0,82iv Th. ~ 21n (+ IV)	7i + 8,42n + 4,2m + 1iv etc., Th. (7-14)i + (7-14)n + (0-7)ni voir réciproque
A. luteole $N_2 N_3 V_1$		voir réciproque	voir réciproque	non tenté	non réussi	voir réciproque
A. campestre $K_1 K_2 E_4 E_5$		voir réciproque	non tenté	voir réciproque	non tenté	Th. (7-14)i + (7-21)n + (0-7)iv non réussi
A. repens $R_1 R_2 Z_1$		non tenté	non tenté	voir réciproque	non tenté	0,38i + 20,42n + 0,1m + 0,12iv Th. ~ 1n (+ IV)
A. intermedium $E_1 E_2 N_1$		voir réciproque	Th. (7-14)i + (7-14)n + (0-7)m	voir réciproque	non tenté	Th. ~ 1n (+ IV)

La déviation observée par rapport aux chiffres théoriques serait due en partie à la formation de trivalents et de quadrivalents. Ceux-ci proviendraient d'associations allosyndétiques hétérogénétiques mais nous ne possédons pas suffisamment d'éléments pour en déterminer le degré.

$$2^{\circ} A. junceum med. \times A. campestre, 2n = 49 \frac{J_1 J_2 E_3}{K_1 K_2 E_4 E_5}$$

soit théoriquement :

14_{II} + 7_{III} pour

5,57_I + 18,75_{II} + 1,02_{III} + 0,57_{IV} + 0,1_V + 0,02_{VI} observés.

Très peu d'associations trivalentes se forment ; il y a apparition d'univalents et augmentation du nombre de bivalents. Comme dans le cas précédent, les multivalents proviennent d'associations allosyndétiques dont nous ne pouvons préciser l'origine.

$$3^{\circ} A. campestre \times A. intermedium, 2n = 49 \frac{K_1 K_2 E_4 E_5}{N_1 E_1 E_2}$$

soit théoriquement :

7_I + 7_{II} + 7_{IV} pour

9,14_I + 14,18_{II} + 1,64_{III} + 1,32_{IV} + 0,21_V + 0,04_{VI} observés.

Dans ce cas, l'affinité différentielle jouant, nous aurions une diminution de la fréquence des quadrivalents au bénéfice de celle des trivalents et des bivalents.

$$4^{\circ} A. junceum med. \times A. intermedium, 2n = 42 \frac{J_1 J_2 E_3}{N_1 E_1 E_2}$$

soit théoriquement :

7_I + 7_{II} + 7_{III} pour

7_I + 8,42_{II} + 4,2_{III} + 1_{IV} + 0,125_V + 0,125_{VI} + 0,025_{VII} observés.

La fréquence des trivalents est légèrement inférieure à celle que nous attendions ; cette diminution du nombre des trivalents se manifeste au bénéfice des bivalents et des associations multivalentes ; on peut attribuer ce comportement à des remaniements structuraux des chromosomes à l'intérieur de chacune des deux espèces.

$$5^{\circ} A. intermedium \times A. littorale, 2n = 42 \frac{E_1 E_2 N_1}{N_2 N_3 Y_1}$$

soit théoriquement :

7_I + 7_{II} + 7_{III} pour

5,38_I + 12,24_{II} + 1,62_{III} + 1,33_{IV} + 0,33_V + 0,05_{VI} observés.

Ici encore, en raison de l'affinité différentielle, tous les chromosomes des génomes $N_1 N_2 N_3$ ne seraient pas associés. On peut, en effet, observer une fréquence de bivalents supérieure à la fréquence attendue, les associations multivalentes supérieures à 3 se formeraient au détriment des univalents, peut-être à la suite de remaniements structuraux.

$6^0 A. junceum med. \times A. littorale, 2n = 42 \frac{J_1 J_2 E_3}{N_2 N_3 Y}$
soit théoriquement :

14_I + 14_{II} pour

9,83_I + 11,17_{II} + 2,17_{III} + 0,83_{IV} observés sur 12 cellules seulement.

Ces premières hypothèses sont un peu arbitraires, d'une part parce que les résultats sont encore fragmentaires et que toutes les combinaisons hybrides n'ont pas encore été réalisées, d'autre part parce que l'homologie entre les chromosomes associés n'est que partielle. Enfin, le fait que chacun des chromosomes partiellement homologues soit présent souvent plus de deux fois dans la plupart des combinaisons étudiées rend encore les conclusions aléatoires. Il est d'ailleurs vraisemblable que relativement peu d'espèces diploïdes aient participé à la genèse des différents *Agropyrum* polyploïdes ; leur nombre est moins élevé que celui que nous laissons supposer par le nombre de symboles utilisés pour désigner les génomes. Certains d'entre eux seront encore à rapprocher. De cette première analyse nous pouvons néanmoins déjà grouper les espèces qui, par ailleurs, présentent quelques analogies du point de vue morphologique :

A. junceum borco-atlanticum et *A. junceum mediterraneum*.

A. elongatum et *A. intermedium*.

A. intermedium et *A. littorale*.

A. intermedium et *A. campestre*.

A. elongatum et *A. junceum mediterraneum*.

ÉTUDE DE QUELQUES HYBRIDES TRITICUM × AGROPYRUM

Les différents *Agropyrum* étudiés précédemment et *Agropyrum* (*elongatum* 10x) ont été croisés avec un certain nombre d'espèces ou variétés de Blé choisies dans chacune des séries diploïde, tétraploïde et hexaploïde.

La réalisation et l'étude de tels hybrides avait pour but :

- de préciser les possibilités de croisement entre les deux genres,
- d'étudier les relations d'homologie entre les génomes des *Agropyrum* et ceux des Blés.

Une meilleure connaissance de la genèse de chacun des deux genres et de leurs relations phylogénétiques était utile pour orienter et contrôler la sélection de leurs hybrides.

1° Possibilités de croisement.

Les possibilités de croisement entre *Triticum* et *Agropyrum* ont été déjà précisées par un certain nombre d'auteurs : VERUSHKINE et SCHE-

CHURDINE (1933, 1936), TZITZIN (1935), JOHNSON (1938), WHITE (1940), SMITH (1942, 1943). Les résultats signalés sont toujours à peu près les mêmes : les Blés hexaploïdes et surtout les Blés tétraploïdes se croisent aisément avec *A. intermedium* et avec sa forme velue *A. trichophorum*, un peu moins facilement avec *A. (elongatum 10x)*. Quelques croisements sont signalés entre des Blés tétraploïdes et *A. junceum boreo-atlanticum* (TZITZIN, OSTERGREN). A partir du croisement entre *T. vulgare* var. Rex et *A. cristatum*, SMITH obtient des plantules qui meurent prématurément. KOSTOFF décrit un hybride naturel présumé (*T. Timopheevi* $\times$ *A. repens*).

Les hybridations que nous avons tentées sont indiquées dans le tableau XXIV. Nous avons pu étudier divers hybrides impliquant *A. intermedium* et *A. (elongatum 10x)*, ainsi que des hybrides avec *A. campestre*, cette dernière espèce n'ayant à notre connaissance jamais été hybridée avec le Blé.

1. Résultats négatifs.

a) Les croisements suivants ont échoué :

Blés tétraploïdes $\times$ *A. elongatum* ⁽¹⁾.

T. vulgare $\times$ *A. caninum*.

T. durum mahmoudi $\times$ *A. junceum boreo-atlanticum*.

T. Timopheevi $\times$ *A. littorale*.

Blés tétraploïdes $\times$ *A. repens*.

T. monococcum $\times$ *A. campestre*.

T. durum mahmoudi $\times$ *A. (elongatum 10x)*.

Signalons cependant que dans un bon nombre de ces croisements (cf. tableau XXIV) les essais tentés sont insuffisants pour qu'on puisse conclure à l'impossibilité.

b) Les croisements suivants ont donné quelques grains plus ou moins bien conformés, dont aucun n'a germé :

T. vulgare $\times$ *A. junceum med.* 2 grains pour 694 fleurs pollinisées.

T. vulgare $\times$ *A. littorale* 1 grain pour 179 fleurs pollinisées.

T. vulgare $\times$ *A. repens* 10 grains pour 940 fleurs pollinisées.

T. vulgare $\times$ *A. campestre* 2 grains pour 304 fleurs pollinisées.

T. turgidum $\times$ *A. intermedium* 1 grain pour 179 fleurs pollinisées.

c) Les croisements suivants ont donné des plantes F_1 , toutes léthales ou subléthales :

1° *T. monococcum 2x* $\times$ *A. intermedium* souche 75.

La plupart (environ 50 p. 100) des « grains » obtenus n'ont pas d'em-

⁽¹⁾ 1 grain issu du croisement (*T. dicoccum* $\times$ *A. elongatum 2x*), a donné une plantule, morte prématurément ; nous ne savons pas si elle était hybride.

Depuis la rédaction de ce mémoire, deux auteurs, JENKINS et MOCHIZUKI (A new amphiploid from a cross between *Triticum durum* and *Agropyrum elongatum* ($2n = 14$). Wheat Information Service, n° 5, p. 15, juil. 1957), ont obtenu des hybrides viables en croisant *Triticum durum* avec *A. elongatum* (Host.) P. B. Les plantes F_1 obtenues sont fertiles ainsi que leurs amphidiploïdes. La fréquence des associations chromosomiques observées dans les deux cas serait assez élevée.

TABLEAU X

Croisements effectués entre *Triticum* et *Agropyrum* (1950-1956) (Les c

		A. elongatum $2n = 14$	A. caninum $2n = 28$	A. junceum b. a. $2n = 28$	A. junceum $2n = 42$
Triticum monococcum $2n = 14$	Forme diploïde				
	Forme autotétrapl.				
Triticum à $2n = 28$	T. dicoccum	425 fl 1 g			
	T. Timopheevi	138 fl 0 g			
	T. turgidum	357 fl 0 g			
	T. persicum rubiginosum				
	T. polonicum	30 fl 0 g			
	T. durum mahmoudi			52 fl 0 g	
Triticum vulgare $2n = 42$	(Dr Mazet)				320 fl 0 g
	(Hybride de Bersée)				22 fl 0 g
	(Fylgia)				39 fl 0 g
	(Progress)				171 fl 0 g
	(Blé des Dômes)				
	(Vilmorin 27)		44 fl 0 g		
	(Étoile de Choisy)		21 fl 0 g		24 fl 2 g
	(Cappelle)		72 fl 0 g		64 fl 0 g
	(Magdalena)				54 fl 0 g
T. persicum rubiginosum ?	Forme hexaploïde				

XIV

mbinaisons ayant donné des F_1 viables sont en caractères gras).

ned.	A. intermedium $2n = 42$	A. littorale $2n = 42$	A. repens $2n = 42$	A. campestre $2n = 56$	A. (elongatum 10x) $2n = 70$
	520 fl 97 g $\pm$			246 fl 0 g	
	391 fl 64 g $\pm$				
	310 fl 155 g			56 fl 5 g	
	240 fl 185 g	32 fl 0 g	144 fl 0 g	182 fl 65 g	
	179 fl 1 g				
	632 fl 202 g		196 fl 0 g		
			44 fl 0 g		
	314 fl 71 g				
	205 fl 71 g		113 fl 0 g	42 fl 2 g	42 fl 0 g
	22 fl 12 g			78 fl 0 g	
	179 fl 100 g	179 fl 1 g		32 fl 0 g	
	291 fl 122 g		223 fl 1 g	128 fl 2 g	787 fl 26 g
			118 fl 1 g		
	607 fl 108 g		94 fl 0 g	24 fl 0 g	
			87 fl 4 g		
	20 fl 7 g		146 fl 0 g		
	18 fl 11 g		159 fl 4 g		
	291 fl 220 g				

bryon, les autres peuvent germer et présentent généralement un début de développement du coléoptile sans jamais donner de racines.

2° *T. monococcum* 4x × *A. intermedium* souche 75.

Le croisement réalisé avec une forme de *T. monococcum* autotétraploïde obtenue expérimentalement (SIMONET, DOMMERGUES et LANGLADE), donne des grains et un certain pourcentage de plantules (14 plantules obtenues pour 64 grains semés) ; mais celles-ci meurent avant l'apparition de la cinquième feuille, sans avoir émis de racines de tallage (1).

3° *T. vulgare* var. *Fylgia* × *A. intermedium* souche 75.

Le croisement est aisé et donne de nombreux grains (100 grains obtenus pour 179 fleurs pollinisées), mais les plantules meurent au stade 2 feuilles, de la même façon que les plantules issues du croisement précédent.

4° *T. vulgare* var. *Progress* × *A. intermedium* souche 76 (F₁, n° 429).

Le clone issu de ce croisement, bien que nous ayant donné quelques épis au cours de la première année, a présenté rapidement un jaunissement des feuilles et il est mort. Il s'agit d'une sorte d'incompatibilité entre *T. vulgare* var. *Progress* et la souche d'*Agropyrum* utilisée.

d) Signification de ces résultats :

Ces échecs ne traduisent pas obligatoirement des incompatibilités d'ordre spécifique ; par exemple, la même souche 75 d'*Agropyrum intermedium* donne des grains qui ne germent pas avec *T. vulgare* var. *Cappelle*, des plantules qui meurent au stade deux feuilles avec *T. vulgare* var. *Fylgia* et des plantes « normales » avec quatre autres variétés de *T. vulgare*. On rencontre de semblables exemples d'incompatibilité variétale à l'intérieur de l'espèce *T. vulgare*.

2. Résultats positifs.

— Avec les Blés tétraploïdes :

T. Timopheevi

T. dicoccum

T. persicum var. *rubiginosum*.

T. durum var. *mahmoudi*

T. Timopheevi × *A. campestre* souches 457 et 485 a.

T. dicoccum × *A. campestre* souche 485 a.

A notre connaissance, ces deux dernières combinaisons n'ont jamais encore été réalisées.

(1) Une seule plante issue d'un semis du mois de mars 1957, se développe actuellement, elle croît très lentement et n'a pas fleuri au cours de l'année 1957.

— Avec les Blés hexaploïdes ⁽¹⁾.

T. vulgare var. Vilmorin 27.

T. vulgare var. Magdalena.

T. vulgare var. Progress

T. vulgare var. Hybride de Bersée.

T. vulgare var. Docteur Mazet.

T. vulgare var. Progress $\times$ *A. (elongatum 10 x)*.

A. (elongatum 10x) $\times$ *T. vulgare* var. Progress,

$\left\{ \begin{array}{l} \times A. intermedium \text{ souches } 75, 75 \\ \text{bis, } 506. \end{array} \right.$

2° Étude morphologique.

cf. grains F_1 fig. 3 et 4, pl. 39 ; épis F_1 , pl. 40, 41 et 42).

Des diagnoses détaillées des hybrides entre Blés tétraploïdes et *A. intermedium*, Blés hexaploïdes et *A. intermedium* ou *A. (elongatum 10x)* ont été publiées à plusieurs reprises, entre autres par TZITZIN (1935), VERUSHKINE et SCHECHURDINE (1933), ARMSTRONG (1936), VAKAR (1934), JOHNSON (1938), WHITE (1940).

Les hybrides que nous avons obtenus sont à peu près semblables et nous n'avons pas jugé utile de les décrire. Ils sont tous pérennes et ressemblent plus à *l'Agropyrum* qu'au Blé ; ils ont cependant une précocité de floraison intermédiaire. Ils présentent de plus un fort hétérosis.

Des F_1 issues des croisements *T. Timopheevi* $\times$ *A. campestre* et *T. dicoccum* $\times$ *A. campestre* n'ont jamais encore été décrites et nous avons indiqué leurs caractères les plus marquants (cf. tableaux XXV et XXVI).

3° Étude cytogénétique des F_1 .

L'étude du comportement des hybrides F_1 a été effectuée dans les cellules-mères du pollen ; la méiose se produit nettement plus tard que chez le Blé :

— pour les hybrides avec *A. intermedium*, à l'épiaison (un épillet sorti de la gaine) ;

— pour les hybrides avec *A. campestre* et *A. (elongatum 10x)* un peu plus tard (quelques épillets sortis de la gaine).

Nous avons adopté le terme de « méta-anaphase » défini par TOMETORP (1939) pour désigner le stade auquel nous avons analysé les associations chromosomiques. La plupart de ces F_1 présentent une forte asyndèse tout comme des haploïdes. Aussi est-il difficile de différencier les stades de M_1 et d' A_1 :

1° Parce que les univalents sont éparpillés sans ordre dans la cellule.

2° Parce que toutes les associations de chromosomes ne se disjoignent pas en même temps.

⁽¹⁾ Les grains issus du croisement entre la forme de *T. persicum rubiginosum* hexaploïde reçue du Japon et *A. intermedium* n'ont pas été mis en germination.

	T. dicoccum ♀	Hybride F ₁	A. campestre 485a ♂
<i>Aspect général</i>	Plante haute, glauque, non traçante, tallage peu abondant, plante annuelle.	Plante haute (1,20 m environ), glauque, traçante, émettant des rhizomes peu profonds, épais et courts, tallage abondant, plante pérenne.	Plante 1/2 haute (0,90-1 m), très glauque, émettant des rhizomes peu profonds, épais et courts, tallage abondant, plante pérenne.
<i>Limbe de la dernière feuille</i> :			
<i>Aspect général</i>	Plan, large, horizontal ou dressé, assez raide, oreillettes assez longues (1 mm environ), glabres.	Plan, parfois légèrement enroulé à la pointe, demi-large, généralement dressé, assez raide, bordé d'une ligne blanche scabre (épines grosses et courtes), oreillettes larges, glabres, en forme de faucille.	Plan, légèrement enroulé à la pointe, demi-large, dressé, raide et dur, bordé d'une ligne blanche scabre (épines grosses et courtes).
<i>Face interne</i>	Finement et peu profondément nervuré, nervures irrégulières (1 sur 4 est plus accentuée). Toute la surface est duveteuse (poils courts et fins).	Finement et profondément nervuré, nervures assez espacées, scabres (épines fines, assez nombreuses).	Profondément et irrégulièrement nervuré, très scabre (épines grosses et courtes).
<i>Face externe</i>	Carénée, finement striée (les nervures profondes de la face supérieure apparaissent sous forme de stries), surface duveteuse (poils courts et fins mais plus nombreux que sur l'autre face).	Faiblement carénée, lisse.	Légèrement carénée, finement striée, rude.
<i>Chaume</i>	Creux à demi-plein, glabre, nœuds duveteux.	Demi-plein, glabre.	Plein à demi-plein, glabre, nœuds glabres
<i>Épi</i>	Blanc, barbu, à barbes divergentes, demi-lâche, étroit, cylindrique, long. 11 cm (10-12) à épillets nombreux : 28 (25-29).	Mutique, lâche, très étroit, cylindrique, long. 20 cm (18-23) à épillets nombreux : 24 (22-27).	Mutique, demi-lâche, très étroit, long. 21 cm (19-24) à épillets nombreux : 15 (21-30).
<i>Rachis</i>	Fragile, se désarticulant avec l'épillet supérieur, lisse, parfois légèrement velu sur les bords, très velu au niveau d'insertion des glumes (pinceaux de poils longs et fins), articles du rachis très courts 3 mm (3-4) et étroits, élargis au niveau d'insertion des glumes.	Non fragile, lisse, scabre sur les bords (épines très denses), articles du rachis longs 7 mm (6-8) et très étroits (1/2 à 1 mm).	Non fragile, lisse, scabre sur les bords (épines fines et espacées), articles du rachis longs 7 mm (4-9) et très étroits (1/2 mm environ).
<i>Épillets</i>	Ovales, assez courts : 12 mm (12-14) et larges, peu resserrés (rapport épillet/entre-nœud : 4), à peu de fleurs (2 fleurs fertiles par épillet, rarement 3).	Ovales allongés 18 mm (15-20), étroits, peu resserrés (rapport épillet/entre-nœud : 2,5), 5 fleurs par épillet (4-5).	Ovales, allongés 19 mm (16-24), étroits, peu resserrés (rapport épillet/entre-nœud : 2,8), 7 fleurs par épillet (5-9).
<i>Glumes</i>	Subégales, lancéolées ovales, à carène prononcée qui se prolonge en un bec mucroné, glabres portant des épines sur le tiers supérieur de la carène, pas de troncature, mais une nervure latérale sur l'aile développée détermine un mamelon obtus.	Inégales, lancéolées étroites, carénées, obtuses, légèrement mucronées, glabres, portant de très courtes épines sur la moitié supérieure de la carène ; nervures latérales sur l'aile développée, l'une d'elles plus accentuée détermine un mamelon obtus.	Inégales, lancéolées étroites, carénées, aigües, faiblement mucronées, glabres, portant quelques épines sur le tiers supérieur de la carène, nervures accentuées égales et parallèles.
<i>Glumelles</i> :			
<i>Inférieure</i>	Étroite, barbue (épines sur la barbe).	Étroite, mutique.	Étroite, mutique.
<i>Supérieure</i>	Bicarénée, obtuse au sommet, égale à l'inférieure.	Bicarénée, obtuse, plus courte que l'inférieure.	Bicarénée, obtuse ou échancrée, plus courte que l'inférieure.

	T. Timopheevi ♀	Hybride F ₁	A. campestre (457) ♂
<i>Aspect général</i>	Plante haute (1,20 m environ), non glauque, non traçante, à tallage plus ou moins abondant, annuelle.	Plante demi-haute (1 m environ) très glauque, traçante (rhizomes peu profonds, gros et courts), tallage très abondant, pérenne.	Plante demi-haute (0,80-1 m) très glauque, traçante (rhizomes peu profonds, gros et courts), tallage très abondant, plante pérenne.
<i>Feuilles (dernière feuille) :</i>			
<i>Gaine</i>	Velue (cils longs et fins) sur toute la surface et sur les bords.	Glabe (velue sur les feuilles de base, poils très fins), bord membraneux, lisse.	Glabe, bord membraneux, lisse.
<i>Limbe</i>	Plan, large, horizontal ou retombant, non, oreillettes velues (touffe de cils), poils marginaux particulièrement à la base du limbe.	Légèrement enroulé à la pointe, demi-large, horizontal, raide, oreillettes filiformes (quelques cils plus rares que chez <i>T. Timopheevi</i>) bordé d'une ligne blanche scabre (épines grosses et courtes).	Légèrement enroulé à la pointe, demi-large, horizontal, raide, oreillettes triangulaires courtes et larges, limbe bordé d'une ligne blanche scabre (épines grosses et courtes).
<i>Face interne</i>	Finement et peu profondément nervurée, parsemée de soies longues.	Profondément nervurée, nervures étroites et irrégulières.	Profondément et irrégulièrement nervurée, nervures scabres (petites épines).
<i>Face externe</i>	Lisse, carénée, très velue (longues soies disposées sur les nervures, de façon aléatoire).	Lisse, carénée, glabre.	Lisse, légèrement carénée, glabre, finement striée.
<i>Chaume</i>	(veux), glabre, nœuds velus.		
<i>Epi</i>	Blanc, barbu, à barbes divergentes, compact, large, légèrement pyramidal, court, 6 cm (6-7), à épillets nombreux : 19 (17-21).	Demi-plein, glabre, nœuds glabres.	Demi-plein, glabre, nœuds glabres.
<i>Rachis</i>	Fragile, se désarticulant avec l'épillet supérieur, fortement velu sur les bords et au niveau d'insertion de la glume (pincesaux de poils), articles du rachis très courts (2 mm) et larges (2 mm env.).	Mutique ou légèrement aristé, demi-lache, étroit, cylindrique, long 19 cm (15-25) à épillets très nombreux : 31 (23-34).	Mutique, lache, étroit, cylindrique, long : 18 cm (16-21), à épillets très nombreux : 24 (21-27).
<i>Epillets</i>	Ovales, longs 17 mm (15-19) et larges, très resserrés (rapport épillet/entre-nœud 9,9), à peu de fleurs (2 fleurs fertiles par épillet).	Non fragile, scabre sur les bords (épines longues et fines), rugueux sur les deux faces, parfois velu chez certaines plantes au niveau d'insertion des glumes, articles du rachis longs 4 mm (4-5) et étroits.	Non fragile, scabre sur les bords (épines fines), articles du rachis longs : 7 mm (6-8) et étroits.
<i>Glumes</i>	Subégales, étroites, possédant une crête saillante qui se prolonge en un bec triangulaire à base large et recourbée vers l'extérieur, velues sur toute la surface et sur la crête ; celle-ci est parfois scabre vers le sommet.	Ovales, longs 18 mm (15-19) et étroits, peu resserrés (rapport épillet/entre-nœud 3,6) à nombre de fleurs intermédiaires 5 (4-6).	Ovales, longs 16 mm (15-19) et étroits, peu resserrés (rapport épillet/entre-nœud 2,4), à 5 fleurs (4-6) par épillet.
<i>Glumelles :</i>			
<i>Inférieure</i>	Inégales, étroites, possédant une crête saillante qui se prolonge en un bec triangulaire à base large et recourbée vers l'extérieur, velues sur toute la surface et sur la crête ; celle-ci est parfois scabre vers le sommet.	Inégales, très étroites, carénées légèrement mucronées, rugueuses, scabres sur le tiers supérieur de la carène, à nervures latérales convergeant au sommet, laucéolées.	Inégales, très étroites, carénées à nervures latérales convergeant au sommet, mucronées, rugueuses.
<i>Supérieure</i>	Troncature échancrée.	Troncature absente.	Troncature absente.
	Crête légèrement infléchie au sommet.	Carène non infléchie.	Carène non infléchie.
		Étroite, mutique ou très légèrement aristée, carénée.	Étroite, mutique.
		Bicarénée, non échancrée au sommet.	Bicarénée.

Seuls ont été considérés comme associés les chromosomes présentant au moins un chiasma ou un filament visible qui les réunisse à la « méta-anaphase ».

Les combinaisons suivantes ont été étudiées :

a) Blés tétraploïdes $\times A. intermedium$, $2n = 35$ (cf. photo 1, pl. 32).

Triticum Timopheevi $\times A. intermedium$ (2 souches).

Plantes F_1 28/14 et 28/17 avec la souche n° 104. — 29/10 avec la souche n° 75 bis.

Triticum dicoccum $\times A. intermedium$ (souche n° 506).

F_1 n° 25/3.

Triticum persicum $\times A. intermedium$ (souche 75 bis).

F_1 n° 26/3.

Triticum durum $\times A. intermedium$ (souche 75 bis).

F_1 14/8 et 14/9.

Toutes les fixations (sauf pour les F_1 14/8 et 14/9 effectuées en 1956) ont été effectuées au cours de l'été 1953 sur des plantes cultivées dans des conditions comparables. Les associations observées à la méta-anaphase sont indiquées dans les tableaux XXVII et XXVIII : les divers Blés utilisés ont donné des hybrides présentant des appariements analogues.

Un certain nombre d'auteurs ont étudié de tels croisements. En Russie, VAKAR (1937), SIPKOV (1936), KHIZNIAK (1936, 1938) se sont bornés surtout à des études descriptives de la méiose et n'ont généralement pas donné de moyennes. Les associations observées par les autres auteurs sont indiquées dans le tableau XXIX. Dans l'ensemble, les associations moyennes que nous avons observées sont plutôt moins fréquentes que celles qui sont généralement signalées. Nous avons noté également une assez grande variabilité dans la fréquence des bivalents (1,65 à 4,53 en moyenne par cellule).

En ce qui concerne les autres stades de la méiose, les anomalies sont fréquentes ; les différents stades sont néanmoins visibles, très souvent même à l'intérieur d'une seule étamine et l'on peut observer de nombreux univalents retardataires, des micronoyaux et des micro-cellules à l'intercinèse. Certaines cellules présentent à la télophase I trois pôles vers lesquels se répartissent les univalents. Il existe également des cellules présentant de nombreux ponts de chromatine ou encore de nombreux fragments répartis anarchiquement, visibles à tous les stades de la méiose. Les fragments observés ne semblent généralement pas la conséquence d'inversions hétérozygotes mais plutôt l'indice de ruptures spontanées survenues avant la métaphase réductionnelle.

Pour toutes les F_1 étudiées, le pollen est mal conformé et les étamines sont indéhiscents ; les plantes sont complètement stériles, même en recroisement avec l'un des parents.

TABLEAU XXVII

Etude comparative du comportement en M₁ des hybrides F₁ entre les Blés tétraploïdes et A. intermedium ou A. campestre.

Espèce ou Hybride F ₁	N ^o de la plante	Nombre 2n	Nombre de cellules analysées	I		II		III		IV		V		VI	
				Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
A. intermedium.....	75 bis	42	30	0-4	0,46	17-21	19,06	0-2	0,40	0-2	0,30	—	—	0-1	0,16
A. campestre.....	457	56	28	0-4	1,07	19-28	23,64	0-2	0,25	0-3	1,53	0-1	0,11	0-1	0,04
T. dicoccum	—	28	50	—	0	12-14	13,92	—	0	0-1	0,04	—	0	—	0
T. persicum	—	28	42	0-2	0,33	13-14	13,83	—	0	—	0	—	0	—	0
T. Timopheevi × A. intermedium ..	28/14	35	106	15-33	25,04	1-9	4,53	0-2	0,30	—	0	—	0	—	0
T. Timopheevi × A. intermedium ..	28/17	35	100	13-35	26,39	0-8	3,16	0-3	0,61	—	0,09	0-1	0,02	—	0
T. Timopheevi × A. intermedium ..	29/10	35	100	21-35	29,40	0-7	2,54	0-2	0,16	0-1	0,01	—	0	—	0
T. dicoccum × A. intermedium.....	25/3	35	100	18-30	24,37	1-7	4,12	0-3	0,77	0-1	0,02	—	0	—	0
T. persicum × A. intermedium	26/3	35	100	21-32	28,31	0-7	2,89	0-2	0,29	0-1	0,01	—	0	—	0
T. durum × A. intermedium	14/8	35	100	27-35	31,30	0-4	1,65	0-1	0,12	0-1	0,01	—	0	—	0
T. durum × A. intermedium	14/9	35	100	18-33	25,46	1-7	3,97	0-3	0,52	0-1	0,01	—	0	—	0
T. Timopheevi × A. campestre	133/5	42	100	20-38	26,03	2-11	7,63	0-2	0,21	0-1	0,02	—	0	—	0
T. Timopheevi × A. campestre	133/7	42	100	12-32	20,54	5-15	9,64	0-4	0,68	0-1	0,01	0-1	0,02	—	0
T. Timopheevi × A. campestre	133/9	42	50	14-32	23,36	5-14	9,02	0-2	0,12	0-1	0,06	—	0	—	0
T. Timopheevi × A. campestre	269/2	42	100	12-32	24,82	4-12	7,87	0-2	0,44	0-2	0,03	—	0	—	0
T. dicoccum × A. campestre	502/1	42	76	8-26	15,96	7-16	11,64	0-4	0,86	0-1	0,04	—	0	—	0
T. dicoccum × A. campestre	502/2	42	100	15-36	23,41	3-13	8,67	0-3	0,39	0-1	0,02	—	0	—	0

b) Blés tétraploïdes $\times$ *Agropyrum campestre*, $2n = 42$ (cf. photo 2, 3, 4, pl. 32).

Six plantes F_1 ont été analysées en 1953, soit : (*T. Timopheevi* $\times$ *A. campestre* souche 457), 4 plantes F_1 étudiées, 133/5, 133/7, 133/9 et 269/2. *T. dicoccum* $\times$ *A. campestre* souche 485 a, 2 plantes F_1 étudiées, 502/1 et 502/2.

Dans la plante 134/2 issue du croisement (*T. Timopheevi* $\times$ *A. campestre* 485 a), il a été impossible d'analyser une seule cellule ; les étamines sont avortées et contiennent très peu de cellules-mères, les méta-anaphases sont ininterprétables, les rares cellules en division se séparent à l'intercinèse, et des plasmodes contenant des amas de chromatine ou de chromosomes plus ou moins désorganisés sont fréquents parmi les cellules-mères du pollen.

L'observation des associations chromosomiques chez les autres plantes au cours de la « méta-anaphase » a permis d'établir les moyennes indiquées dans le tableau XXVII. On trouvera dans le tableau XXVIII la fréquence relative des différents types de bivalents. Si nous comparons ces résultats à ceux que nous avons signalés pour les croisements précédents, nous constatons :

- une amplitude de variation dans les associations aussi forte,
- une fréquence de conjugaison chromosomique nettement plus élevée, le nombre moyen d'univalents restant sensiblement le même,
- un pourcentage de bivalents en anneaux nettement supérieur.

Le nombre de chiasmata par cellule et par élément conjugué est donc nettement plus élevé.

Les anomalies observées aux autres stades de la méiose sont du même ordre que dans les croisements précédents. Elles semblent encore plus fréquentes dans le croisement (*T. dicoccum* $\times$ *A. Campestre*) plante 502/2 où nous avons pu observer :

- de nombreux ponts d'inversion hétérozygote (0 à 6 ponts par cellule),
- des ruptures spontanées de chromosomes,
- de nombreuses cellules asynaptiques : dans cette catégorie de cellules, au lieu de se répartir asymétriquement à chacun des pôles, les univalents se placent en totalité en plaque équatoriale secondaire, se clivent, et les chromatides sœurs se répartissent aux pôles, d'où formation de diades symétriques,
- de nombreux noyaux de restitution : certains d'entre eux sont accompagnés de micronoyaux, d'autres présentent des ébauches de membrane (cf. photos 3 et 4, pl. 32).

Les divisions II n'ont jamais pu être observées : il est possible qu'elles soient escamotées en raison du nombre important d'univalents qui se clivent avant l'intercinèse.

TABLEAU XXVIII

Etude du comportement méiotique des F₁ entre les Blés tétraploïdes et A. intermedium ou A. campestre.

	N ^o de la souche	Nombre 2n	Nombre de cellules analysées	Nombre de II	% de chromosomes à l'état II	Fréquence des deux types de bivalents						Nombre de chiasmata		
						Droits		Anneaux		Fréquence en % du total		Par cellule		Par élément conjugué
						Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Droits	Anneaux	Moyenne	Erreur stand.	
T. Timopheevi × A. intermedium ..	28/14	35	100	4,53	25,9	0-9	4,27	0-2	0,26	94,3	5,7	5,40	0,18	0,54
T. Timopheevi × A. intermedium ..	28/17	35	100	3,16	18,1	0-8	3,03	0-1	0,13	95,9	4,1	4,96	0,26	0,58
T. Timopheevi × A. intermedium ..	29/10	35	100	2,54	14,5	0-7	2,42	0-1	0,12	95,3	4,7	3,01	0,11	0,54
T. dicoccum × A. intermedium	25/3	35	100	4,12	23,5	1-7	3,89	0-3	0,23	94,4	5,6	5,97	0,16	0,56
T. persicum × A. intermedium	26/3	35	100	2,89	16,5	0-6	2,40	0-2	0,49	83,0	17,0	4,07	0,16	0,61
T. durum × A. intermedium	14/8	35	100	1,65	9,4	0-4	1,50	0-1	0,15	90,9	9,1	2,09	0,12	0,54
T. durum × A. intermedium	14/9	35	100	3,97	22,7	0-7	3,38	0-3	0,59	85,1	14,9	5,62	0,23	0,60
T. Timopheevi × A. campestre	133/5	42	100	7,63	36,3	1-8	3,56	0-8	4,07	46,7	53,3	12,25	0,30	0,77
T. Timopheevi × A. campestre	133/7	42	100	9,64	45,9	0-8	5,12	1-7	4,52	53,1	46,9	15,75	0,37	0,72
T. Timopheevi × A. campestre	133/9	42	50	9,02	43,0	2-10	5,39	0-6	3,72	58,8	41,2	13,16	0,30	0,70
T. Timopheevi × A. campestre	269/2	42	100	7,87	37,5	0-10	4,96	0-7	2,91	63,0	37,0	11,89	0,28	0,69
T. dicoccum × A. campestre	502/1	42	76	11,64	55,4	1-10	5,84	2-10	5,80	50,2	49,8	19,30	0,33	0,74
T. dicoccum × A. campestre	502/2	42	100	8,67	41,3	1-11	5,12	0-7	3,55	59,0	41,0	13,17	0,28	0,70

TABLEAU XXIX

*Comportements moyens observés en M₁ par différents auteurs chez les F₁
entre A. intermedium (Host) P. B. (2n = 42) et des Blés tétraploïdes ou hexaploïdes.*

Auteur	Croisement étudié	I		II		III		IV		Nombre de cellules analysées
		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	
PETO (1936)	T. dicoccum × A. glaucum.	—	20,4	—	6,2	—	0,8	—	0	20
LOVE et SUNESON (1945)	T. durum × A. glaucum.	—	22	—	5,5	—	0,5	—	0,05	20
POPE et LOVE (1952)	T. durum × A. trichophorum.	27-35	31,8	0-4	1,6	0	0	—	0	50
BELL et SACHS (1953)	T. durum × A. trichophorum.	12-27	20,22	3-10	6,06	0-3	0,86	0-2	0,32	50
GAUL (1953)	T. dicoccum × A. intermedium.	14-33	24,2	1-9	4,9	0-2	0,3	—	0	100
.....	T. durum × A. intermedium.	19-28	24,32	2-8	4,68	0-3	0,44	—	0	50
.....	T. durum × A. intermedium.	—	17,7 à	0-12	3,8 à	0-3	0,2	0-1	0 à	100
MATSUMURA et MURAMATSU (1956) ..	T. dicoccum × A. intermedium.	15-25	20,2	5-10	7	—	1,1	—	0,06	(28 pl.)
.....	T. polonicum × A. intermedium.	11-29	19,5	3-12	6,8	—	0,2	—	0,03	—
.....	T. durum × A. intermedium.	—	—	—	7,7	—	0,3	—	0,04	—
PETO (1936)	T. vulgare Lutescens × A. glaucum.	—	39,5	—	4,8	—	0,60	—	0	20
LOVE et SUNESON (1945)	T. vulgare Kharkov × A. glaucum.	—	30,3	—	5,6	—	0,01	—	0	20
THOMPSON et GRAPTUS (1950)	T. vulgare C A N 1835 × A. glaucum.	—	39,3	—	1,2	—	0,05	—	0	20
OHLENDORF (1952)	T. macha × A. trichophorum (2n = 41).	13-31	22,64	4-13	7,7	0-3	0,88	0-1	0,80	50
GAUL (1953)	T. vulgare Minter × A. trichophorum.	—	20	1-11	11	—	—	—	—	33
.....	T. vulgare Carsten V × A. intermedium.	—	—	4-11	6 à 8	—	—	—	—	140(2 pl.)
.....	T. aestivum × A. intermedium.	—	13,8 à	—	2 à	—	0 à	0-1	0 à	2 000
.....	T. vulgare erythrospermum × A. intermedium.	16-26	38	8-13	11,7	0-6	1,9	—	0,04	(40 pl.)
MATSUMURA et MURAMATSU (1956) ..		—	19,8	—	10,1	—	0,6	—	0,03	—

Comme dans les croisements précédents, tous les grains de pollen sont vides et les étamines sont indéhiscents.

c) Blés hexaploïdes $\times$ *Agropyrum intermedium* (fig. 1 à 5, pl. 15, et photos 1 à 6, pl. 31).

Un grand nombre de plantes F_1 , pérennes et particulièrement vigoureuses ont été obtenues en 1951 avec les variétés Vilmorin 27, Magdalena, Hybride de Bersée, Docteur Mazet. L'examen de quelques méioses effectué au cours des années 1952 et 1953 nous avait permis de constater d'une part une très grande variabilité dans les moyennes obtenues, d'autre part la présence de plantes aneuploïdes parmi les F_1 . Les comportements moyens observés à la méta-anaphase après analyse de 100 cellules dans chacune des plantes F_1 observées étaient les suivants :

265/2 Vilmorin 27 $\times$ *A. intermedium* : 35, 53_I + 3,14_{II} + 0,33_{III} + 0,05_{IV} 2 n = 43.

135/6 Vilmorin 27 $\times$ *A. intermedium* : 25,8_I + 7,62_{II} + 0,64_{III} + 0,01_{IV}. 2 n = 43.

266/1 Progress $\times$ *A. intermedium* : 27,21_I + 5,96_{II} + 0,89_{III} + 0,05_{IV} 2 n = 42.

137/3 Magdalena $\times$ *A. intermedium* : 27,12_I + 6,49_{II} + 0,62_{III} + 0,01_{IV} 2 n = 42.

On constate des différences du même ordre entre les résultats signalés par PETO (1936), LOVE et SUNESON (1943), THOMPSON et GRAFIUS (1950).

En 1954, la méiose de seize plantes F_1 venant de plusieurs croisements a été étudiée (tableaux XXX et XXXI) dans des cellules-mères du pollen prélevées dans des conditions comparables. Les moyennes obtenues par l'analyse d'échantillons de 100 cellules en méta-anaphase pour chacune des plantes F_1 se sont révélées très différentes. L'analyse statistique prouve qu'il existe, pour le nombre moyen d'univalents, des différences significatives entre étamines prélevées le même jour sur une même plante (cf. tableau XXXII). Ceci ne facilite pas l'étude des relations d'homologie entre les chromosomes du Blé et ceux de l'*Agropyrum*, puisqu'on peut constater dans les appariements des différences qui ne sont dues ni à l'hétérozygotie de la souche d'*Agropyrum*, ni à la date de prélèvement.

En fait, l'analyse cytologique des différentes espèces d'*Agropyrum* et de leurs hybrides interspécifiques nous a permis de montrer que la plupart des *Agropyrum* sont des polyploïdes complexes ; ils possèdent plusieurs génomes partiellement homologues dont les chromosomes n'ont en commun que des fragments plus ou moins importants. Ces chromosomes, en l'absence d'un homologue parfait (c'est-à-dire, en somme l'état haploïde) et c'est le cas dans les F_1 *Triticum* $\times$ *Agropyrum*, sont susceptibles de s'apparier en donnant des associations autosyndétiques

TABLEAU XXX

Étude du comportement moyen observé en M_1 chez différentes F_1 (T. vulgare $\times$ A. intermedium) et chez les espèces parentes.

Variété, espèce ou hybride F ₁	No	Nombre 2n	Nbre de cellules analy- sées	I		II		III		IV		V		VI	
				Extrê.	Moyen.	Extrê.	Moyen.	Extrê.	Moyen.	Extrê.	Moyen.	Extrê.	Moyen.	Extrê.	Moyen.
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	135/3	42	100	15-40	26,78	1-10	6,12	0-5	0,98	0-1	0,01	—	0	—	0
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	135/6	43	100	23-41	30,98	1-10	5,42	0-2	0,38	0-1	0,01	—	0	—	0
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	135/7	42	100	20-42	35,41	0-8	3,13	0-1	0,11	—	—	—	0	—	0
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	265/1	42	100	21-42	34,39	0-9	2,87	0-2	0,61	0-1	0,01	—	0	—	0
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	265/2	43	100	23-41	32,67	1-10	4,58	0-1	0,32	0-1	0,04	0-1	0,01	—	0
Vilmorin 27 × A. intermedium.....	265/5	42	100	22-42	31,29	1-10	4,60	0-1	0,49	0-1	0,01	—	0	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	151/1	42	100	21-40	29,23	1-9	5,57	0-2	0,53	0-1	0,01	—	0	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	151/2	42	100	16-35	25,29	2-10	6,95	0-4	0,87	0-1	0,05	—	0	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	151/4	42	100	19-38	29	2-10	5,55	0-2	0,59	0-1	0,02	0-1	0,01	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	151/6	42	100	22-38	29,86	1-10	5,15	0-4	0,60	0-1	0,01	—	0	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	267/2	42	100	16-36	26,44	2-10	6,44	0-3	0,88	0-1	0,01	—	0	—	0
Dr Mazet × A. intermedium.....	267/5	42	100	15-37	24,50	1-13	6,97	0-5	1,16	0-1	0,02	—	0	—	0
H. de Bersée × A. intermedium....	149/1	42	62	16-36	25,39	3-11	6,82	0-3	0,97	0-1	0,01	—	0	—	0
Progress × A. intermedium.....	266/2	42	100	19-38	28,30	2-10	5,91	0-3	0,57	0-1	0,03	0-1	0,01	—	0
Progress × A. intermedium.....	146/1	42	100	18-37	26,79	1-12	6,31	0-3	0,82	0-1	0,02	0-1	0,01	—	0
Magdalena × A. intermedium.....	137/2	42	100	26-42	33,72	0-8	3,50	0-2	0,40	0-1	0,02	—	0	—	0
Vilmorin 27.....		42	50	0-6	0,86	17-21	20,30	0-1	0,02	0-1	0,06	—	—	0-1	0,04
Dr Mazet.....		42	47	0-4	0,51	18-21	20,63	0-1	0,04	0-1	0,02	—	—	0	0
Magdalena.....		42	50	0-2	0,08	16-21	20,82	0-1	0,04	—	0	—	—	0-1	0,02
A. intermedium.....	75	42	30	0-4	0,46	17-21	19,06	0-2	0,40	0-2	0,30	—	—	0-1	0,16
A. intermedium.....	506	42	50	0-3	0,38	18-21	20,42	0-1	0,10	0-1	0,12	—	—	—	0

TABLEAU XXXI

Étude du comportement méiotique des F₁ entre T. vulgare et A. intermedium (suite).

	No	Nbre de cellules analysées	Nbre de II par cellule	% de chromo- somes à l'état II	Fréquence des deux types de bivalents						Nombre de chiasmata		
					Droits		Anneaux		Fréquence en % du total		par cellule		par élé- ment conju- gué
					Extré.	Moyen.	Extré.	Moyen.	Droits	Anneaux	Moyen.	Erreur stand.	
T. vulgare var. V. 27 × A. interne- dium	135/3 135/6 135/7 265/1 265/2 265/5	42 43 42 42 43 42	100 100 100 100 100 100	6,12 5,42 3,13 2,87 4,58 4,60	29,1 25,2 14,9 13,7 21,3 21,9	1-9 0-8 0-8 1-3 1-8 0-10	0-3 0-3 0-2 0-2 0-4 0-2	0,84 1,29 0,16 0,36 0,32 0,23	86,3 76,2 94,9 87,5 93,0 95,0	9,15 7,52 3,52 4,52 5,72 5,86	0,31 0,23 0,22 0,28 0,28 0,22	0,60 0,63 0,53 0,59 0,55 0,55	
T. vulgare var. Dr Mazet × A. inter- medium	151/1 151/2 151/4 151/6 267/2 267/5	42 42 42 42 42 42	100 100 100 100 100 100	5,57 6,95 5,55 5,15 6,44 6,97	26,5 33,1 26,4 24,5 39,7 33,2	1-9 2-9 1-9 1-8 1-9 1-11	0-3 0-4 0-2 0-3 0-4 0-3	0,84 1,02 0,43 0,41 0,98 0,78	84,9 85,3 92,3 92,0 84,8 88,8	7,58 9,94 7,33 6,81 9,34 10,18	0,22 0,18 0,23 0,17 0,28 0,34	0,59 0,59 0,56 0,56 0,60 0,58	
T. vulgare Bersée × A. intermedium.	149/1	42	62	6,82	32,5	2-9	0-4	0,92	86,5	9,93	0,36	0,60	
T. vulgare Progress × A. intermedium.	266/2	42	100	5,91	28,1	1-9	0-3	0,34	94,3	7,59	0,24	0,55	
T. vulgare Magdalena × A. interne- dium	146/1 137/2	42 42	100 100	6,31 3,50	30,0 16,7	1-11 0-8	0-4 0-1	0,45 0,09	92,9 97,4	8,50 4,46	0,24 0,18	0,56 0,54	

TABLEAU XXXII

F_1 T. vulgare var. Dr Mazet $\times$ A. intermedium - Méiose - Étude du nombre moyen d'univalents dans plusieurs étamines prélevées simultanément pour chaque plante F_1 et traitées identiquement (1954).

Plante F_1	Étamine	Nombre de cellules	Nombre moyen d'univalents par cellule	Variance individuelle	Homogénéité des variances ⁽¹⁾	Variance individuelle commune	Variance de chaque moyenne	Homogénéité des moyennes	
								Étude globale	Étude 2 à 2
151/1	1	58	29,76	11,5108	Homogènes	12,9545	0,2234 0,5888 0,5632	Non Sign.	
	2	22	28,59	9,2057					
	3	23	28,61	20,2500					
151/6	3	50	29,68	15,2424	Homogènes	13,6157	0,2723 0,5043	Non Sign.	
	6	27	28,62	10,5500					
151/4	1	24	29,25	7,2391	Homogènes	14,0543	0,5856 0,7397 0,7868 0,5856	Sign. $0,01 < P < 0,05$	Étamine n° 4 sign. différente des 3 autres
	2	19	29,84	15,2372					
	3	18	29,72	13,6241					
	4	24	26,54	20,2591					
267/2	2	32	24,47	16,0635	Homogènes	15,5804	0,4872 0,5929 0,4102	Haut. Sign. $P < 0,01$	Étamine n° 2 sign. différente des 2 autres
	3	31	28,10	16,3570					
	1	38	26,39	14,5697					
267/5	2	22	28,36	25,5762	Homogènes	22,1683	1,0076 0,6158 0,5542	Haut. Sign. $P < 0,01$	Étamine n° 2 sign. différente des 2 autres
	3	36	24,56	24,6540					
	1	40	23,00	18,1026					

⁽¹⁾ Suivant la méthode de BARTLETT.

hétérogénétiques. Nous verrons au cours de la discussion qu'il peut en être de même chez *Triticum vulgare*. Le même phénomène peut se produire également entre les chromosomes de Blé et les chromosomes d'*Agropyrum* en donnant des associations allosyndétiques hétérogénétiques.

Ces associations sont très lâches (bivalents droits) et peuvent quelquefois ne pas se produire : en raison du faible degré d'homologie entre les différents chromosomes, on peut avoir des rapprochements sans interchange, ce qui conduit à des « bivalents » sans chiasma, se comportant en M_1 comme des univalents. Nous avons en effet observé des « disjonctions précoces » se produisant dès la diacinèse, mais il nous a été impossible d'en faire l'analyse. Le degré d'association en M_1 est donc très fluctuant.

GAÜL (1953) étudiant le comportement moyen de quarante plantes F_1 *T. vulgare* $\times$ *A. intermedium* trouve une variabilité analogue, avec des moyennes d'association légèrement supérieures à celles que nous avons pu observer. Après avoir placé des plantes F_1 dans des conditions de végétation différentes (humidité, sécheresse), il constate une action de ces facteurs sur la fréquence des chiasmata.

Les autres stades de la méiose sont particulièrement aberrants : au stade correspondant à la télophase, on peut observer fréquemment des cellules asynaptiques ; en l'absence d'appariement, les univalents clivés se répartissent anarchiquement dans la cellule-mère, la membrane intercinétique ne se forme pas et l'on obtient des cellules polynucléées qui dégénèrent ensuite. Quelquefois, les univalents forment une plaque équatoriale secondaire et rejoignent aux pôles les bivalents déjà disjoints ; les cellules intercinétiques ainsi formées sont généralement très anormales. Les divisions II sont fort aberrantes : fragments, ponts, micronoyaux, granulations de chromatine plus ou moins rejetées hors des cellules, ponts de chromatine réunissant les différents noyaux d'une « spore ».

On constate ultérieurement la présence de nombreux micronoyaux et même, parfois, des micro-cellules surnuméraires. Tous les grains de pollen sont vides et les étamines sont indéhiscents.

Nous avons également observé un certain nombre d'anomalies moins fréquemment signalées :

1^o Des plasmodés.

2^o Des cellules binucléées dont les deux noyaux ne sont pas au même stade de méiose : ces cellules contiennent généralement un noyau complet à évolution normale (photos 4, 5 et 6, pl. 31), particulièrement aisé à analyser en métaphase réductionnelle.

Les noyaux ou parties de noyaux surnuméraires sont la plupart du temps en voie de dégénérescence : noyaux avec chromatine fragmentée à l'extrême, formations chromatiniques de coloration intense généralement sphériques, chromosomes plus ou moins individualisés, micronoyaux

ou noyaux ayant conservé une structure prophasique. Certaines cellules présentent des phénomènes de caryomixie.

Si ces anomalies sont dues (comme l'ont pensé la plupart des auteurs qui les ont signalées) à des « erreurs » dans la formation du fuseau, il est possible que les membranes finissent par se former parfois dans des conditions anormales : certains chromosomes ou fragments de chromosomes se trouveraient bloqués à la jonction de deux cellules. Nous pouvons assimiler ces phénomènes à ceux qui ont été signalés ou décrits par un certain nombre d'auteurs :

— MARSHALL et SCHMIDT observent, en étudiant la méiose de quelques lignées stabilisées d'*Agroticum*, des chromosomes surnuméraires isolés qui ont conservé une structure prophasique.

— HOLDEN et MOTA dans un hybride (*Avena barbata* × *Avena strigosa*) constatent la présence, dans un certain nombre d'anthères, de quelques cellules binucléées généralement groupées : l'un des noyaux, le plus central, aurait une évolution normale et contiendrait un stock complet de chromosomes, l'autre, périphérique, vraisemblablement complet, dégénérerait au cours de la méiose pour finalement disparaître, puisque aucune cellule en D_{II} parmi les cellules observées ne présentait de noyau surnuméraire. Ils attribuent la présence de ces deux noyaux, dans une même cellule, à des « erreurs » de division des cellules préméiotiques, erreurs empêchant la formation de la membrane. Les deux noyaux génétiquement identiques entrant en compétition, l'un d'eux serait favorisé par rapport à l'autre en raison d'une différenciation du cytoplasme : ce phénomène serait assimilable à celui qui se produit dans le grain de pollen lors de la formation des noyaux végétatif et reproducteur et qui a été étudié par LA COUR (1949).

d) Blés hexaploïdes × *A. (elongatum 10x)* (fig. 2 et 3, pl. 21).

En raison de ses affinités du point de vue morphologique avec l'*A. elongatum* ($2n = 14$), en raison également de l'intérêt agronomique de ses hybrides avec les Blés, nous avons réalisé et étudié un certain nombre d'hybrides F₁ avec *A. (elongatum 10x)*.

1° *T. vulgare* var. Progress × *A. (elongatum 10x)* (souche 2) 420/5, 420/9, 420/19, 420/22, 420/24.

2° *A. (elongatum 10x)* (souche 1) × *T. vulgare* var. Progress, 168/1, 168/2.

L'étude du comportement en méiose des deux souches d'*Agropyrum* utilisées s'est révélée assez difficile en raison des nombreuses associations en chaînes. L'une de ces souches, d'ailleurs aneuploïde ($2n = 69$), a été analysée (cf. tableau X). La présence de multivalents (bivalent à ennéavalent) à disjonction aberrante entraîne la formation de gamètes aneuploïdes, mais étant donnée la haute « ploidie » de cette espèce, la viabilité des gamètes et la fertilité des plantes n'en semblent pas affectées. Parmi

les F_1 *T. vulgare* $\times$ *A. (elongatum 10x)*, quelques-unes sont aneuploïdes. Les nombres de chromosomes déterminés pour 18 plantes F_1 se répartissent ainsi : 14 plantes à $2n = 56$, 3 plantes à $2n = 57$, 1 plante à $2n = 59$; pour six d'entre elles, nous avons analysé le comportement en méiose (cf. tableaux XXXIII et XXXIV).

L'autre souche d'*Agropyrum (elongatum 10x)* a $2n = 70$ chromosomes ; elle présente, malgré un comportement plus régulier, les mêmes associations en chaîne que la précédente, mais nous n'avons pu analyser suffisamment de cellules pour donner le comportement moyen en M_1 . Deux plantes F_1 , 168/1 et 168/2, toutes deux à 56 chromosomes, ont été étudiées de la même manière que les précédentes (cf. tableaux XXXIII et XXXIV).

Nos observations confirment dans l'ensemble les résultats obtenus antérieurement par PÉTO (1936) et par SIMONET et DE CUGNAC (1953) ; la variabilité est analogue à celle qui a été constatée chez les hybrides (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) et nous pouvons l'attribuer aux mêmes causes : les associations chromosomiques sont vraisemblablement à la fois d'origine auto-et allosyndétique, étant donnée la faible proportion d'univalents rencontrée dans certaines cellules (8 à 47).

Aux autres stades de la méiose, les anomalies sont nombreuses : la fréquence d'association des chromosomes en métaphase I est nettement plus forte que chez les hybrides (*Triticum vulgare* $\times$ *A. intermedium*) ; cependant, le comportement au cours de la méiose est assez comparable. Les mêmes anomalies (plasmodies, cellules polynucléées, etc.) sont également présentes chez la plupart des F_1 . Le pollen est partiellement fertile (0 à 50 p. 100 de grains normalement constitués). Ces différents hybrides donnent de rares grains en fécondation libre. Signalons toutefois une différence assez importante entre les plantes 420 et 168 ; chez les hybrides n° 420, les étamines sont mal développées et indéhiscentes, les plantes sont mâle-stériles : on ne peut obtenir des grains que par fécondation croisée. Dans la série 168, les étamines, bien développées, sont déhiscentes et il est possible d'obtenir quelques descendants par autofécondation.

4^o Étude des générations ultérieures.

Si l'obtention d'hybrides entre les genres *Triticum* et *Agropyrum* est aisée, les F_1 obtenues sont la plupart du temps totalement stériles. La création à partir de ces croisements, de nouvelles espèces stables et fertiles, est indispensable si l'on envisage leur utilisation agronomique ; elle doit, de plus, nous permettre de mieux comprendre les relations phylogéniques entre les deux genres.

Afin de compléter les conclusions tirées de l'étude des F_1 , nous pensons opportun de présenter les premiers résultats obtenus dans cette voie.

TABLEAU XXXIII. — Étude du comportement moyen observé en M_1 chez différentes F_1 T. vulgare $\times$ A. (elongatum rox)

Variété, espèce ou hybride F_1	N° de la plante	Nbre 2 n	Nbre de cellules analysées	I		II		III		IV		V		VI		VII	
				Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.
A. (elongatum rox) $\times$ T. vulgare var Progress	168/1	56	50	16-38	27,74	3-13	7,86	0-7	2,64	0-4	0,86	0-1	0,14	0-1	0,38	—	0
	168/2	56	50	8-28	15,96	5-19	11,04	0-6	2,56	0-3	1,46	0-3	0,72	0-1	0,14	—	0
T. vulgare var. Progress $\times$ A. (elongatum rox)	420/5	57	50	9-27	18,24	5-13	10	0-6	2,76	0-5	1,50	0-3	0,72	0-1	0,10	0-1	0,04
	420/22	56	50	16-31	24,14	4-13	9,06	0-6	2,60	0-3	0,86	0-2	0,50	—	0	—	0
	420/9	57	50	15-41	25,92	3-17	9,14	0-6	1,92	0-4	1,22	0-2	0,36	0-1	0,06	—	0
	420/11	56	50	8-34	17,76	3-15	9,86	0-7	2,62	0-4	1,64	0-3	0,82	—	0	—	0
	420/19	59	50	9-38	20,18	6-22	11,46	0-5	2,60	0-5	1,14	0-2	0,66	0-1	0,04	—	0
	420/24	57	50	15-47	22,46	5-15	10,42	0-6	2,52	0-3	0,88	0-2	0,50	0-1	0,02	—	0
A. (elongatum rox) *	2	69	21	0-3	1,04	14-26	19,9	0-2	0,76	0-7	2,71	0-2	0,81	0-2	0,52	0-3	0,76

* = + 0,19(0-1)_{viii} + 0,05(0-1)_{ix} + 0,04(0-1)_{xi}TABLEAU XXXIV. — Étude du comportement méiotique des F_1 T. vulgare $\times$ A. (elongatum rox) (suite)

N° de la souche	Nbre 2 n	Nbre de cellules analysées	Nombre de II par cellule	% de chromo- somes à l'état II		Fréquence des deux types de bivalents				Nombre de chiasmata			
						Droits		Anneaux		Fréquence en % du total		par cellule	
						Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Droits	Anneaux	Moy.	Erreur stand.
A. (elongatum rox) $\times$ T. vulgare var. Progress	168/1	56	50	28,1	35,1	2-12	5,52	0-6	2,34	70,2	29,8	19,20	0,52
	168/2	56	50	39,4	32,4	2-13	5,90	1-12	5,14	53,4	46,6	29,86	0,47
T. v. Progress $\times$ A. (elongatum rox)	420/5	57	50	35,1	35,1	4-11	6,80	0-8	3,20	68	32	27,38	0,47
	420/22	56	50	32,4	32,4	2-11	6,64	0-5	2,42	73,3	26,7	21,42	0,36
	420/9	57	50	32,1	32,1	2-13	7,38	0-5	1,76	80,7	19,3	20,42	0,61
	420/11	56	50	35,2	35,2	2-11	6,52	0-8	3,34	66,3	33,9	27,18	0,76
	420/19	59	50	38,8	38,8	3-15	7,82	0-9	3,64	68,2	31,8	26,60	0,63
	420/24	57	50	36,6	36,6	4-15	7,82	0-8	2,60	75	25	23	0,62
													par chromosome conjugué
													0,34
													0,53
													0,68
													0,74
													0,48
													0,38
													0,48
													0,67
													0,67
													0,66
													0,71
													0,48
													0,45
													0,67

L'obtention de descendants à partir d'hybrides stériles ou mâle-stériles exige l'utilisation soit du recroisement, soit du doublement chromosomique.

Seul l'hybride *A. (elongatum 10x)* $\times$ *T. vulgare* var. Progress nous a donné quelques grains par autofécondation.

Recroisement par l'une des espèces parentes : quand il y a asyndèse totale ou presque totale, les rares gamètes viables qui peuvent se former sont des gamètes non-réduits. La formation de tels gamètes dans les organes mâles est sans conséquences en raison de l'indéhiscence des étamines ; par contre, en utilisant du pollen étranger, il est possible de « récupérer » les gamètes femelles viables. On pollinise en général par l'un des parents, celui dont on veut se rapprocher. Cette méthode est assez aléatoire avec les hybrides (*Triticum* $\times$ *Agropyrum*) en raison de la faible fréquence de gamètes femelles viables. Nous avons toutefois obtenu des plantes R_1 par ce procédé, dans les croisements *T. vulgare* $\times$ *A. intermedium* et *T. vulgare* $\times$ *A. (elongatum 10x)*.

Création d'amphidiploïdes ⁽¹⁾ : on les obtient généralement par traitement des F_1 à la colchicine. Cette technique permet théoriquement d'obtenir rapidement des plantes fertiles, le doublement du stock chromosomique entraînant un appariement normal au moment de la réduction chromatique. Il est de plus toujours possible (et plus aisé que dans le cas précédent) de recroiser les plantes ainsi obtenues, si, pour une raison quelconque, on désire se rapprocher de l'un des parents. Cette technique, *a priori* plus simple que la précédente, n'est pas toujours utilisable.

a) Etude des descendants issus de recroisements.

Les traitements à la colchicine ne nous ayant pas donné jusqu'ici de bons résultats dans le cas des croisements *T. vulgare* $\times$ *A. intermedium* et *T. vulgare* $\times$ *A. (elongatum 10x)*, nous avons procédé par recroisement direct sur les F_1 en utilisant comme parent récurrent le Blé.

— *Triticum vulgare* $\times$ *A. intermedium* (fig. 3 et 4, pl. 41).

Les résultats des recroisements effectués sur les F_1 sont résumés dans le tableau XXXV. Le pourcentage de réussite est très faible : 7,4 p. 1 000 grains obtenus, 4,4 p. 1 000 plantes viables. Toutes ces plantes sauf une proviennent de gamètes femelles non-réduits ou très partiellement réduits (*cf.* tableau XXXV), elles sont pérennes mais morphologiquement beaucoup plus voisines du Blé que les F_1 . Seuls les hybrides (*T. vulgare* var. Vilmorin 27 $\times$ *A. intermedium*) $\times$ *T. vulgare* var. Vilmorin 27 ont fait l'objet d'une étude cytogénétique (fig. 1 à 5, pl. 19).

⁽¹⁾ Amphidiploïde est donné ici dans un sens différent de celui adopté par CLAUSEN, KECK et HIESEY. Il désigne toute espèce nouvelle obtenue en doublant artificiellement le nombre de chromosomes des hybrides F_1 . Il a généralement été utilisé dans ce sens en ce qui concerne les Blés $\times$ Chiendents, quel que soit le degré de ploïdie des espèces parentes.

Parmi les plantes analysées, deux plantes (14/2 et 14/3), provenant de la F_1 135/6 à $2n = 43$ chromosomes, sont sesquidiploïdes ; elles ont $2n = 64$ chromosomes, elles doivent donc vraisemblablement provenir de la fécondation d'un gamète femelle non-réduit ($n = 43$) par un gamète mâle normal ($n' = 21$). Nous pouvons, par conséquent, nous attendre à une amélioration sensible de la fertilité, puisque ces plantes ont retrouvé le stock diploïde des chromosomes du Blé. Vue l'autopolyploidie partielle de l'*Agropyrum*, il devrait y avoir plus de 21_{II} à la M_I (21_{II} du Blé + 0 à 7_{II} de l'*Agropyrum*). Les associations observées sont de cet ordre : 20 à 27_{II} avec une moyenne de $22,64$ à $24,30_{II}$ par cellule (cf. tableaux XXXVII et XXXVIII). Notons également la présence de quelques trivalents et quadrivalents qui pourraient provenir d'associations allosyndétiques entre chromosomes de Blé et chromosomes d'*Agropyrum*.

TABLEAU XXXV

Résultats du recroisement des F_1
(T. vulgare $\times$ A. intermedium) par T. vulgare.

F_1 utilisée comme mère	N° de la souche F_1	Nbre de chromosomes de la F_1	Parent mâle Triticum vulgare	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de grains obtenus	Nb. de plantes R_1 viables	Nbre de chromosomes des R_1 $2n =$
Vilmorin 27	135/3	42	Vilmorin 27	160	0	-	
$\times$ A. intermedium	135/5	42	Cappelle	114	3	2	57-62
—	135/5	42	Magdalena	64	0	-	
—	135/6	43	Vilmorin 27	264	4	3	64-64-45
—	135/6	43	Magdalena	32	1	1	65
—	265/5	42	Vilmorin 27	108	1	1	62
—	265/7	42	(80 $\times$ Etoile de Choisy)	290	0	-	
Magdalena	137/2	42	Magdalena	64	0	-	
$\times$ A. intermedium	137/3	42	Magdalena	196	1	1	63
Hybride de Bersée	149/1	42	H. de Bersée	28	0	-	
$\times$ A. intermedium	149/4	42	H. de Bersée	130	1	1	
—	149/4	42	Cappelle	62	0	-	
—	149/5	42	Cappelle	30	5	0	
—	149/5	42	Dr. Mazet	14	0	-	
Dr. Mazet	151/1	42	Dr. Mazet	222	1	1	
$\times$ A. intermedium	151/2	42	Dr. Mazet	26	0	-	
—	151/4	42	Dr. Mazet	156	0	-	
—	151/7	41	Dr. Mazet	114	0	-	
—	267/2	42	Dr. Mazet	138	0	-	
Progress	429/1	42	Cappelle	82	0	-	
$\times$ A. intermedium							
Total	20 plantes			2.294	17	10	

Ces deux plantes R_1 présentent encore des anomalies à la méiose (univalents retardataires, ponts d'inversion hétérozygote, micronoyaux à

l'intercinèse, micronoyaux dans les tétrades, cellules-mères à nombres réduits). Ces plantes sont toutefois très fertiles : 34,33 et 35,18 grains par épi, soit 1,86 et 1,92 grains par épillet en autofécondation. Les grains semés ont donné des plantes viables mais extrêmement diverses.

Ces plantes sont pour la plupart pérennes et généralement assez fertiles. Sur 200 plantes semées au cours de l'hiver 1953, et fauchées après une première récolte en août 1954, il y avait :

26 plantes annuelles,

28 plantes plus ou moins pérennes qui ont donné des repousses, ont végété jusqu'au printemps 1955 et sont mortes avant d'épier,

146 plantes pérennes.

Elles présentent des fertilités bien différentes : pour 27 d'entre elles, nous avons pu déterminer le nombre de grains par fleur en fécondation libre et parfois en autofécondation (10 épis dans chaque cas). Nous avons observé des fertilités moyennes allant de 0 à 0,59 grain par fleur. Nous n'avons pas trouvé de différence entre la fertilité en autofécondation et la fertilité en fécondation libre (*cf.* tableau XXXVI).

TABLEAU XXXVI

Constitution du pollen et fertilité chez les plantes F_2 de la R_1
(*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) $\times$ *T. vulgare*

Nombre de grains par fleur																		
0,60			—											+				
0,55												+						
0,50	—						+					+					+	
0,45							+						++		+		+	
0,40												++		+				
0,35													+					
0,30																		
0,25									+						+			
0,20																	+	
0,15					+													
0,10			+															
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95		
% de pollen normalement constitué																		

Étant donné le nombre des univalents observés à la méiose de la F_1 de R_1 (3 à 21 avec une moyenne de 9,4 à 14,1 par cellule), nous pouvions attendre à la F_2 de R_1 , une disjonction chromosomique importante.

Nous avons déterminé le nombre de chromosomes de 100 plantes F_2 de R_1 . L'histogramme de la planche n° 20 en donne la répartition :

- 79 plantes ont $56 \leq 2n \leq 63$ chromosomes,
- 10 plantes ont $2n = 64$ chromosomes comme la F_1 de R_1 .
- 11 plantes ont $65 \leq 2n \leq 70$ chromosomes.

Il y a donc une légère diminution du nombre de chromosomes puisque les gamètes recombinaés donnent 79 p. 100 de plantes dont le nombre de chromosomes est inférieur à celui de la F_1 de R_1 . Signalons cependant que l'élimination des chromosomes non appariés doit s'effectuer très lentement : plus de 60 p. 100 des plantes ont entre 60 et 64 chromosomes (la moyenne est 61,32). Si nous faisons abstraction des échanges possibles entre les génomes des genres *Triticum* et *Agropyrum*, en adoptant la formule établie antérieurement pour *A. intermedium*, nous pouvons admettre pour les plantes F_1 de R_1 $\frac{14}{2}$ et $\frac{14}{3}$ la formule génomique :

$$\frac{ABD(E_1E_2N_1 + 1)}{ABD} \quad (\text{compte tenu du chromosome supplémentaire}).$$

Celle-ci nous permet de constater que des autofécondations répétées conduiront à la stabilisation de plantes ayant environ 56 chromosomes, soit 3 génomes du Blé et un génome E maintenu parce que des associations autosyndétiques se produiront entre E_1 et E_2 . Il sera donc probablement nécessaire, si l'on veut revenir à des « Blés » à 42 chromosomes, de recroiser au moins une seconde fois pour réduire à l'état d'univalents les chromosomes des génomes E.

Les plantes F_1 de R_2 issues d'un second recroisement de la R_1 par Vilmorin 27 accusent par rapport aux F_2 de R_1 une diminution du nombre de chromosomes assez importante ($2n = 48$ à 55). Elles se rapprochent morphologiquement du parent Blé. Elles sont néanmoins encore extrêmement diverses : sur les 18 plantes semées au cours de l'hiver 1953 et fauchées après une première récolte en août 1954, il y avait :

- 1 plante annuelle,
- 8 plantes qui sont mortes au cours du printemps 1955,
- 9 plantes pérennes.

Elles sont également plus ou moins fertiles : la plus fertile a donné 33,7 grains par épi en autofécondation.

Nous avons également obtenu une troisième plante F_1 de R_1 , la plante 14/4 ($2n = 45$ chromosomes) ; celle-ci a présenté un comportement méiotique beaucoup plus aberrant (cf. tableau XXXVII) ; de nombreux chromosomes de Blé semblent avoir été éliminés dans le gamète femelle ($n = 24$) si l'on en juge par le nombre des univalents (18,2 en

TABLEAU XXXVII

Appariements moyens observés chez les descendants amphidiploïdes et F_1 de R_1 de quelques hybrides (Triticum $\times$ Agropyrum).

	N ^o de culture	Nombre 2n	Nombre de cellules analysées	I		II		III		IV		V		VI	
				Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Amphidiploïde diroccum $\times$ A. intermedium C ₂ .	513/1	70	50	0-9	3,59	25-35	32,08	0-2	0,22	0-3	0,42	—	0	—	0
	513/4	70	50	0-6	2,72	28-35	31,96	0-2	0,42	0-2	0,50	0-1	0,02	—	0
	513/27	70	61	0-14	2,56	28-35	32,40	0-2	0,16	0-2	0,47	0-1	0,03	0-1	0,02
	513/47	70	57	0-18	3,84	26-35	31,66	0-2	0,21	0-2	0,53	0-1	0,02	—	0
Amphidiploïde T. Timopheevi $\times$ A. intermedium C ₂ T. Timopheevi $\times$ A. intermedium C ₂	28/14	69 + f	43	0-15	5,49	25-34	31,46	0-1	0,07	0-1	0,09	—	0	—	0
	514/5	69	44	1-21	10,56	24-34	28,57	0-3	0,32	0-1	0,13	—	0	—	0
	514/14	71	50	3-17	9,46	24-34	29,20	0-3	0,66	0-2	0,26	—	0	0-1	0,02
	514/19	66	50	4-18	16,02	22-31	26,94	0-3	0,46	0-2	0,18	—	0	—	0
	515/39	68	50	2-20	8,46	20-32	28,64	0-2	0,22	0-2	0,40	—	0	—	0
F_1 de R_1 (T. vulgare V. 27 $\times$ A. intermedium F_1 135/6 à 2n = 43) $\times$ V. 27 ...	14/2	64	16	8-17	12,94	20-27	22,64	0-3	0,81	0-2	0,75	—	0	0-1	0,06
	(1953)														
	14/2	64	50	3-14	9,40	20-27	24,30	0-2	0,66	0-2	0,98	0-1	0,02	—	0
	(1954)														
	14/3	64	11	10-21	14,10	20-27	23,36	0-2	0,82	0-1	0,18	—	0	—	0
F_1 de R_1 [A. (elong. 10x) $\times$ T. v. Progress] $\times$ Progress [T. v. Progress $\times$ A. (elong. 10x)] $\times$ Progress	14/4	45	24	15-23	18,20	8-15	11,17	0-3	1,21	0-2	0,17	—	0	—	0
	(1953)														
[A. (elong. 10x) $\times$ T. v. Progress] $\times$ Progress [T. v. Progress $\times$ A. (elong. 10x)] $\times$ Progress	131/1	48	16	11-20	15,10	5-13	8,31	1-6	4,25	0-2	0,87	—	0	—	0
	132/1	51	26	8-18	12,34	14-19	16,03	0-5	2,19	—	0	—	0	—	0

moyenne par cellule : 15 à 23) observés en M_1 . Cette plante est morte au bout d'un an sans donner de descendants.

— *T. vulgare* var. Progress $\times$ *A. (elongatum* 10x) et *A. (elongatum* 10x) $\times$ *T. vulgare* var. Progress (fig. 4 et 5, pl. 21).

Les plantes F_1 de R_1 131 et 132 issues du croisement des F_1 420/5 et 168/2 par le Blé Progress ont respectivement 48 et 51 chromosomes. Elles proviennent de gamètes femelles partiellement réduits (cf. tableau XXXVII).

La plante F_1 de R_1 n° 131 est très stérile, sa méiose est irrégulière : près de 27 p. 100 des chromosomes sont associés sous forme de trivalents (4,25_m) et environ 30 p. 100 sont à l'état d'univalents (15,1₁).

La plante F_1 de R_1 n° 132 présente une méiose plus régulière bien que le nombre moyen des univalents soit encore élevé (12,04, soit près de 25 p. 100 des chromosomes). Cette plante est un peu plus fertile que la précédente (0 à 13 grains par épi en autofécondation).

L'importance relative de l'autosyndèse et de l'allosyndèse chez ces plantes provenant de la fécondation de gamètes femelles partiellement réduits est difficile à déterminer. La plante 131 est vraisemblablement issue d'un gamète femelle ayant éliminé la majeure partie des chromosomes du Blé, puisque les associations observées sont relativement faibles.

Ces deux plantes sont pérennes : la plante 131, hautement stérile, n'a donné aucun descendant, ni en autofécondation (129 fleurs autofécondées pour 0 grain), ni en croisement par *T. vulgare* var. Progress (168 fleurs recroisées pour 0 grain). La plante 132 a donné quelques descendants par croisement avec *T. vulgare* var. Progress (168 fleurs recroisées ont donné 10 grains et 6 plantes) d'une part, par autofécondation (80 fleurs autofécondées ont donné 29 grains et 16 plantes) d'autre part. Les plantes obtenues dans les deux cas présentent une grande variabilité morphologique. Certaines d'entre elles sont très fertiles : la plus fertile a donné 38 grains par épi en autofécondation.

b) Etude des amphidiploïdes.

TECHNIQUE D'OBTENTION : les techniques qui nous ont permis d'obtenir des amphidiploïdes ont été décrites antérieurement (CAUDERON, 1954). Pour l'ensemble des traitements effectués, les résultats positifs sont détaillés dans le tableau XXXIX. Les amphidiploïdes suivants ont été obtenus et multipliés par semis :

(*T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium* 75) F_1 n° 28 amphidiploïde n° 514.

(*T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium* 104) F_1 n° 29 amphidiploïde n° 515.

(*T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium* 506) F_1 n° 25 amphidiploïde n° 513.

(*T. persicum* $\times$ *A. intermedium* 75) F_1 n° 26 amphidiploïde n° 81.

(*T. vulgare* var. D^r Mazet $\times$ *A. intermedium*) F_1 n° 151 amphidiploïde n° 78.

TABLEAU XXXIX

Obtention des amphidiploïdes par traitement des F_1 à la colchicine

	T. dicoccum × A. intermedium			T. persicum × A. intermedium			T. timopheevi × A. intermedium			T. vulgare × A. intermedium		
	traitées	touchées	mortes	traitées	touchées	mortes	traitées	touchées	mortes	traitées	touch.	mortes
2 badigeonnages 0,025 %	10	5	1	5	0	0	11	0	6			
1 badigeonnage 0,04 %	23	5	3	8	0	1	31	2	9			
2 badigeonnages 0,04 %	—	—	—	14	0	2	16	2	10			
2 badigeonnages 0,05 %	12	3	2	10	0	0	10	1	6			
Trempage des graines, 0,04 %	36	4	24	22	0	8	46	2	21	45	5	28
Trempage des graines, 0,05 %	26	7	15	120	7	95						
Trempage des plantes, 0,3 %	3	0	3	10	0	3	13	0	10			

Badigeonnages : Application d'une goutte de colchicine en solution aqueuse sur le coléoptile, dès la germination en boîtes de Pétri (1 traitement ou 2 à 48 heures d'intervalle).

Trempage des graines : Les grains sont immergés dans l'eau ordinaire pendant 3 heures, mis à germer en boîtes de Pétri dans une solution aqueuse de colchicine pendant 24 h., puis mis en terre (DOMMERGES, 1951)

Trempage des plantes : Les plantes sont immergées dans une solution aqueuse de colchicine à 0,3 % pendant 28 heures (POPE et LOVE, 1952).

Les croisements suivants ont été traités sans succès :

T. durum mahmoudi × *A. intermedium* (46 grains traités).

T. Timopheevi × *A. campestre* (29 grains traités).

T. vulgare var. V. 27 × *A. intermedium* (61 grains traités).

T. vulgare var. Progress × *A. (elongatum 10x)* (20 plantes traitées).

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DES AMPHIDIPOÏDES (cf. épis pl. 40 fig. 1 et 2).

Les premiers amphidiploïdes entre les Blés tétraploïdes et *Agropyrum intermedium* ont été obtenus et décrits en Russie par KHIZNIAK (1937). (Cet auteur les obtint en autofécondant les F_1), au Canada par PÉTO (1939, 1940, 1942), ARMSTRONG et MAC LENNAN (1944), aux États-Unis par POPE et LOVE (1952), en Angleterre par BELL et SACHS (1953).

Pour l'ensemble de leurs caractères morphologiques, ces plantes amphidiploïdes restent assez voisines des hybrides F_1 dont elles sont issues. Elles en ont conservé la pérennité et la souche traçante, caractères hérités du parent *Agropyrum* ; elles accusent en outre :

— une légère diminution de vigueur (hauteur moyenne plus faible, tallage herbacé moins abondant),

— une allure plus grossière : feuilles plus épaisses et plus larges, tiges plus grosses,

— une croissance et un développement légèrement plus lents (particulièrement entre le semis et la montée), d'où une tardivité légèrement accrue (cinq à six jours de retard à la floraison),

— un accroissement notable de la fertilité : on trouvera dans le tableau XL les fertilités de quelques-uns de ces amphidiploïdes. Les grains obtenus, intermédiaires entre ceux des deux parents, sont nettement plus gros que ceux de l'*Agropyrum*,

— une stabilisation à tous points de vue.

Ces amphidiploïdes, à végétation presque continue, donnent un fourrage abondant et leur rythme de végétation est décalé par rapport à celui des graminées fourragères classiques.

L'amphidiploïde (*T. vulgare* × *A. intermedium*) a été rarement signalé ; PÉTO (1939) soumet des F_1 (*T. vulgare* var. Kharkov × *A. glaucum*) à des chocs de température et obtient un certain nombre de plantes à $2n = 84$ chromosomes ; il n'a, sauf erreur, donné aucune autre indication. POPE et LOVE (1952) traitent à la colchicine une plante F_1 (*T. macha* × *A. trichophorum*) à $2n = 41$ chromosomes. Ils obtiennent ainsi une descendance dont les nombres de chromosomes se stabilisent au voisinage de $2n = 82$ chromosomes.

Nous avons doublé, par traitement de grains F_1 à la colchicine, l'hybride (*T. vulgare* var. Docteur Mazet × *A. intermedium*).

Parmi les cinq plantes touchées décelables à la déhiscence de leurs anthères, une seule a donné huit grains, et les huit plantes obtenues se

TABLEAU XL

Étude comparative de la fertilité de quelques plantes des deux amphidiploïdes
 (T. dicoccum × A. intermedium) et (T. Timopheevi × A. intermedium)
 (Mesures effectuées sur 10 épis par plante, 1955)

(T. dicoccum × A. intermedium) Amphidiploïde C ₂			(T. Timopheevi × A. intermedium) Amphidiploïde C ₂			
Nbre d'épillets par épi	Nombre de fleurs par épi	Nombre de grains par épi	Nombre de grains par fleur	Nombre d'épillets par épi	Nombre de fleurs par épi	Nombre de grains par épi
17,7	42,8	35,9	0,84	15,1	44,8	13,5
17,0	36,7	28,0	0,76	14,7	41,1	10,8
18,4	43,5	34,8	0,80	15,5	43,9	16,2
17,5	44,9	36,1	0,80	15,4	40,6	5,4
20,2	49,8	28,9	0,58	13,6	37,0	13,0
16,7	38,1	20,2	0,77	13,7	34,6	19,9
20,6	46,9	23,5	0,50	15,8	41,2	11,2
19,1	47,2	29,5	0,63	14,7	41,6	23,5
18,8	40,6	31,1	0,67	15,0	41,8	6,0
17,1	45,0	36,0	0,80	14,7	45,1	2,6
19,0	48,8	39,5	0,81	12,8	29,1	0,6
19,0	46,7	22,9	0,49	18,6	54,4	19,5
18,8	48,8	33,4	0,68	14,5	51,7	0,36
18,1	44,2	33,6	0,76	15,2	52,5	13,9
17,6	42,6	32,6	0,77	14,1	46,7	24,1
19,3	49,2	27,1	0,55	13,1	40,2	26,9
17,7	44,2	35,5	0,80	14,2	46,8	3,4
17,4	43,2	32,3	0,75			21,2
18,3	44,9	31,7	0,71	14,7	43,1	13,6
						0,31

développent mal. Elles sont morphologiquement assez voisines des F_1 dont elles proviennent. Elles présentent néanmoins une diminution de vigueur considérable et un développement beaucoup plus lent : au cours de la première année, une seule a monté et donné un épi. Elles ont été éclatées et les clones obtenus ont fleuri et mûri au cours de la seconde année. Leur tallage est abondant mais les feuilles et les talles jaunissent prématurément.

Nous avons pu noter un léger accroissement de la fertilité, mais il est bien inférieur à celui que l'on pouvait attendre après doublement du stock chromosomique ; c'est ainsi, par exemple, que nous avons obtenu pour l'ensemble de ces clones :

- en autofécondation : 1 grain pour 884 fleurs (1,1 p. 1 000),
- en fécondation libre : 10 grains pour 2 630 fleurs (3,8 p. 1 000),
- en recroisement avec *T. vulgare* var. Docteur Mazet : 11 grains pour 1 024 fleurs (10,8 p. 1 000).

ETUDE CYTOGÉNÉTIQUE.

1° *T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium* (fig. 6, pl. 32).

Aucune plante C_1 n'a pu être analysée en méiose. Les descendants C_2 issus de l'autofécondation des épis C_1 amphidiploïdes se sont révélés assez stables. Nous avons pu déterminer avec précision le nombre de chromosomes somatiques de 33 plantes (cf. planche 23) : environ 45 p. 100 d'entre elles ont 70 chromosomes.

L'étude de quatre plantes C_2 à 70 chromosomes permet de constater une nette régularisation de la méiose (cf. tableaux XXXVII et XXXVIII) ; on n'observe pratiquement que des bivalents (31,66 à 32,40_{II} en moyenne dont 23,44 à 24,76_{II} en anneaux). La fréquence des trivalents et des quadrivalents est très faible (0,16 à 0,42_{III} et 0,42 à 0,53_{IV}). Elle est supérieure à celle que nous avons observée chez *A. intermedium* souche 506, (0,1_{III} et 0,12_{IV}), mais elle est inférieure à celle que laissait prévoir l'étude méiotique des F_1 . Dans ce cas encore, l'appariement préférentiel invoqué antérieurement peut avoir joué et réduit le pourcentage des quadrivalents. La présence occasionnelle de quinquavalents et de sexavalents est vraisemblablement due à des remaniements structuraux (la plante 513/4 possède, de plus, un chromosome ayant subi une forte délétion).

Les autres stades de la méiose, A_I , T_I et D_{II} présentent quelques anomalies ; les tétrades possèdent généralement un nombre assez abondant de micronoyaux (0 à 5 micronoyaux par tétraspoire).

Dans toutes les plantes étudiées, nous avons également observé des chimères chromosomiques analogues à celles que nous avons décrites chez l'hybride (*Hordeum bulbosum* $\times$ *Hordeum secalinum*) (Y. et A. CATDERON, 1956). Les cellules-mères aberrantes sont fréquentes. Elles sont toujours à nombre « réduit » par rapport au nombre le plus souvent ob-

servé, qui correspond d'ailleurs au nombre déterminé dans les racines. Elles semblent évoluer plus lentement que les cellules normales et se trouvent souvent en M_1 au milieu de divisions II. Elles présentent, malgré leur nombre réduit, une méiose à déroulement normal : les chromosomes s'associent en M_1 (dans certaines cellules, ils n'ont pas subi une contraction normale), les univalents parfois assez nombreux viennent se placer en plaque équatoriale secondaire. Les autres stades de la méiose n'ont pu être suivis avec précision, mais nous avons observé, parmi les divisions II, de petites cellules présentant de nombreuses anomalies (univalents retardataires, micronoyaux, noyaux coupés par la membrane, ponts de chromatine).

Nous avons pu étudier la répartition des nombres de chromosomes et le comportement méiotique de 97 cellules analysées sur trois plantes différentes, 513/1, 513/27 et 513/47 (cf. tableau XLI).

TABLEAU XLI

Fréquence d'apparition des cellules-mères du pollen à nombres réduits chez l'amphidiploïde T. dicoccum × A. intermedium (97 cellules observées)

2n =	14	17	18	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Fréquence ..	1	1	1	2	2	3	4	2	1	3	2	2	3	1	2	1	1	1	2
2n =	37	38	39	41	42	43	44	45	46	47	49	50	51	54	55	56	57	60	
Fréquence ..	3	1	4	5	6	4	6	3	2	3	1	11	4	1	1	2	4	1	

Nous n'avons pas envisagé l'étude du déterminisme de ce phénomène. SACHS (1952) fait des constatations analogues en étudiant des amphidiploïdes Blé × *Aegilops*. (Chose curieuse, il n'observe pas la présence de ces cellules-mères aberrantes chez l'amphidiploïde *T. dicoccum* × *A. intermedium*). Il attribue ces anomalies à des erreurs dans la formation du fuseau et de la membrane des cellules préméiotiques. Elles ne peuvent provenir de l'action de la colchicine puisque nous les avons observées également dans les plantes F_1 de R_1 14/2 et 14/3. Nous pensons plutôt à un déséquilibre physiologique de ces plantes, plus marqué peut-être au niveau des organes sexuels. Les gamètes anormaux ainsi formés ont peu de chances de survivre et de jouer un rôle évolutif important. Ils peuvent tout au plus affecter légèrement la fertilité des plantes.

Chez toutes les plantes étudiées, les étamines sont déhiscentes et contiennent un pollen peu abondant ; 75 p. 100 des grains sont normalement constitués, les autres sont petits et vides ; ils pourraient provenir en partie des cellules-mères à nombres réduits. La fertilité de ces amphidiploïdes est satisfaisante (cf. tableau XL).

2° *T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium* (fig. 5, pl. 32).

Deux séries amphidiploïdes différentes ont été produites :

Série 514, issue des F_1 n° 28 elles-mêmes obtenues à partir d'*A. intermedium* n° 104.

Série 515, issue des F_1 n° 29 elles-mêmes obtenues à partir d'*A. intermedium* n° 75.

Bien qu'assez fertiles et morphologiquement aussi stables que les amphidiploïdes (*T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium*), les C_2 (*T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium*) ont des nombres de chromosomes beaucoup plus divers : sur 28 plantes, dont le nombre chromosomique a été déterminé avec précision, une seule a $2n = 70$ chromosomes (cf. pl. 23). En méiose, (cf. tableaux XXXVII et XXXVIII), le nombre d'univalents est également plus élevé (environ triple). Les souches d'*Agropyrum* utilisées dans ces croisements avec *Timopheevi* ont un comportement en méiose plus anormal que celui de la souche 506 utilisée dans le croisement (*T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium*) : il est possible d'invoquer cette cause pour expliquer le comportement différent de ces deux groupes d'amphidiploïdes. De plus, pour la plante 28/14, nous avons eu la possibilité d'étudier des épis F_1 à $2n = 35$ et C_1 à $2n = 69 + f$. Quelques-unes des cellules-mères des épis F_1 à $2n = 35$ présentaient un petit fragment visible en M_1 et les cellules-mères des épis C_1 analysés possédaient 69 chromosomes et un fragment supplémentaire, fragment généralement présent à l'état univalent comme un chromosome ayant subi une très importante délétion. Il n'est pas impossible que des remaniements structuraux de cet ordre interviennent également pour perturber la méiose et la répartition normale des chromosomes entre les gamètes.

Nos observations confirment dans l'ensemble celles des précédents auteurs : PETO (1940) étudiant (*T. dicoccum* $\times$ *A. glaucum*) trouve toujours des disjonctions plus importantes dans les C_2 ($2n = 64$ à 70 chromosomes avec des moyennes allant de 27,55 à 30,9_n par cellule selon les plantes analysées).

ARMSTRONG et MAC LENNAN (1944) observent des variations analogues chez l'amphidiploïde (*T. turgidum* $\times$ *A. glaucum*) : $2n = 64$ à 69 chromosomes avec des moyennes de 20,6 à 32_n par cellule.

POPE et LOVE (1952) étudient les amphidiploïdes :

(*T. durum* $\times$ *A. trichophorum*),

(*T. Timopheevi* $\times$ *A. trichophorum*)

et observent des moyennes variant de 29,2 à 33,1_n dans les C_1 et constatent dans les C_2 la même amplitude de variation chromosomique que les auteurs précédents.

SACHS (1952) obtient une moyenne beaucoup plus voisine des 35_n attendus (34,38_n), mais la souche d'*Agropyrum* qu'il a utilisée présente une très grande régularité en M_1 .

3° *T. vulgare* var. Docteur Mazet $\times$ *A. intermedium* (cf. photos 1 et 2, pl. 33).

Cinq plantes C_2 ont été étudiées ; aucune ne possède le nombre diploïde attendu : $2n = 84$; nous avons analysé quatre plantes à $2n = 80$, une plante à $2n = 81$; une plante, morte sans épier, avait $2n = 77$ chromosomes.

La méiose est irrégulière ; de plus, tous les stades sont généralement observables dans une même étamine. Le comportement méiotique de chacune des plantes analysées en M_1 est indiqué dans les tableaux XLII et XLIII. Il est caractérisé par :

— une fréquence très élevée et inattendue du nombre des univalents : 9,94 à 15,58 ; en moyenne par cellule, avec une amplitude de variation de 3 à 25 ;

— des associations chromosomiques analogues à celles que nous avons observées chez l'amphidiploïde (*T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium*). Les autres stades de la méiose sont caractéristiques d'hybrides ; nous avons noté :

$A_1 A_1$:

des univalents groupés en plaque équatoriale secondaire, qui se clivent et se répartissent par chromatides à chacun des pôles ;

des ponts d'inversion hétérozygote (pour la plante 78/3, nous avons observé 33 cellules normales, 1 cellule avec un pont, 1 cellule avec 2 ponts, 1 cellule avec 3 ponts).

$A_1 LA_1$. — Un noyau principal se constitue à chacun des pôles. Il englobe quelques-uns des univalents retardataires, les autres restant isolés près du noyau principal et donnant des micronoyaux satellites.

DANS LES D_{II} . — Les chromatides issues des divisions I se répartissent au hasard à chacun des pôles, certains restent sur le fuseau et les tétrades ainsi formées sont irrégulières et contiennent généralement quelques micronoyaux supplémentaires (4,79 micronoyaux en moyenne par cellule). Nous avons également observé quelques micro-cellules surnuméraires (0 à 3 micro-cellules dans 16 p. 100 des cas).

Le pourcentage de pollen normalement constitué est très faible (5 à 30 p. 100 de grains normaux observés), et les étamines sont généralement indéhiscentes. Le comportement méiotique seul ne permet pas d'expliquer une telle stérilité ; celle-ci pourrait être due à deux autres causes : incompatibilités d'ordre génique dans les gamètes recombines, présence de plasmodies et de cellules-mères du pollen à nombres réduits. Ces deux derniers types d'anomalies sont en effet très fréquents. Les cellules à nombres réduits sont souvent ininterprétables ; elles contiennent des chromosomes qui n'ont pas toujours subi un enroulement normal et qui se présentent parfois sous forme de longs filaments enchevêtrés. Elles se présentent tantôt isolées, tantôt en plages importantes. Dans

TABLEAU XI,II

Étude du comportement méiotique des amphidiploïdes C₂ issus des F₁ (T. vulgare var. Dr Mazet × A. intermedium)

N° de culture	Nombre 2n	Nombre de cellules analysées	I		II		III		IV		V	
			Extré.	Moyenne	Extré.	Moyenne	Extré.	Moyenne	Extré.	Moyenne	Extré.	Moyenne
78/2	80	50	6-18	11,24	28-36	33,62	0-2	0,32	0-1	0,14	—	0
78/3	81	50	3-25	10,22	28-39	34,48	0-2	0,28	0-2	0,22	0-1	0,02
78/4	80	50	6-16	9,04	31-37	34,20	0-1	0,26	0-1	0,22	—	0
78/5	80	50	6-20	12,02	28-37	33,30	0-1	0,14	0-1	0,24	—	0
78/6	80	50	8-24	15,58	26-36	31,10	0-2	0,42	0-1	0,24	—	0

TABLEAU XI,III

Étude du comportement méiotique des amphidiploïdes C₂ issus des F₁ (T. vulgare var. Dr Mazet × A. intermedium) (suite)

Nombre de II par cellule	% de chromosomes à l'état II	Fréquence des 2 types de bivalents						Nombre de chiasmata			
		Droit		Anneaux		Fréquence en % du total		par cellule		par chro- mosome	par élément conjugué
		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Droits	Anneaux	Moyenne	Erreur st.		
33,62	84,05	4-14	9,46	19-31	24,16	28,14	71,86	58,86	0,54	0,74	0,86
34,48	85,13	4-19	10,82	13-32	23,66	31,38	68,62	59,52	0,78	0,73	0,84
34,20	85,50	5-19	11,22	15-30	22,08	32,81	67,19	58,50	0,47	0,73	0,83
33,30	83,25	3-10	9,06	11-32	23,34	29,91	70,09	57,76	0,82	0,72	0,85
31,10	77,75	5-20	12,74	12-24	18,36	40,96	59,04	51,46	0,65	0,64	0,80

la plante 78/6, nous avons analysé deux étamines entières ayant un nombre réduit homogène de $2n = 55$. Ceci permet de supposer que des remaniements se produisent quelquefois très tôt dans les tissus somatiques, et, semble-t-il, assez anarchiquement puisque nous avons des chimères d'importance très diverse. Nous n'avons pas décelé d'anomalies de ce genre dans les méristèmes radiculaires.

Nous avons de plus observé des cellules « binucléées ». L'une d'elles (cf. photo n° 4 pl. 33) à 80 chromosomes (c'est-à-dire le nombre normal) contient deux plaques métaphasiques, l'une à $20_I + 17_{II}$, l'autre (avec des chromosomes non enroulés) à $10_I + 4_{II} + 2_{IV}$. Ceci semblerait donc confirmer les hypothèses de HOLDEN et MOTA, mais la compétition pourrait se produire aussi bien entre noyaux génétiquement identiques qu'entre groupes de chromosomes à l'intérieur d'un même noyau (cf. photos 3 et 4, pl. 33). Des plasmodes à tous les stades de la méiose, et parfois très importants sont également fréquents (cf. photos 5 et 6, pl. 33).

La méiose de ces trois groupes d'amphidiploïdes est plus ou moins aberrante. Ce fait a déjà été constaté par un certain nombre d'auteurs qui ont invoqué différentes causes pour expliquer l'instabilité de ces amphidiploïdes : un haut degré de ploïdie, des facteurs d'ordre génique, des conditions défavorables affectant la viscosité du cytoplasme et le mouvement des chromosomes à l'intérieur de la cellule. Il nous semble assez normal d'invoquer aussi l'instabilité chromosomique du parent *Agropyrum* : les descendants issus de la souche d'*Agropyrum* 506 présentent des variations moindres que ceux qui sont issus des souches 75 et 104, à comportement méiotique légèrement plus aberrant.

5° Conclusions.

Pour qu'il soit possible de déterminer les relations d'homologie entre les chromosomes des genres *Triticum* et *Agropyrum* d'après l'étude de la méiose, il est nécessaire de connaître la proportion d'associations allosyndétiques existant dans chacune des combinaisons hybrides réalisées. Les interprétations sont compliquées par le fait que, croisant entre elles des espèces polyploïdes complexes, nous avons une superposition des associations allosyndétiques et des associations autosyndétiques. Celles-ci proviennent de l'un ou même parfois de chacun des deux parents impliqués dans les croisements. Il est assez difficile d'arriver à une estimation précise car l'appariement préférentiel semble jouer assez fortement chez les *Agropyrum* ainsi que nous avons pu le déduire de l'étude des hybrides interspécifiques.

Nous pouvons néanmoins prévoir (cf. tableau XLIV), dans une certaine mesure, la proportion d'associations autosyndétiques, d'après l'observation :

des formes haploïdes,
des hybrides où il est aisé de distinguer les chromosomes de chacune
des espèces parentes,
des différentes combinaisons hybrides interspécifiques.

Tableau XLIV — *Autosyndèse et Allosyndèse chez les F_1 entre Triticum
(ou Secale) et Agropyrum*

(1) OSTERGREN (1940). (2) STEBBINS (1953). (3) MURAMATSU (1955)

(4) SIMONET (1953)

	A. junceum boreo-atl. $J_1 J_2$ (1)	A. intermedium $E_1 E_2 N_1$	A. campestre $K_1 K_2 E_1 E_3$	A. (elongatum rox) $B_2 E_1 E_2 F_1 F_2$ (2)
Secale cereale Sc		Autosyndèse : (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (3-10) $_{II}$ + (1-3) $_{III}$ (2)		
T. aegilopoides autotétraploïde A A		Autosyndèse : 7 $_{II}$ de Blé + (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (6-14) $_{II}$ + (1-3) $_{III}$ (3)		
Triticum tetraploïdes A B	Autosyndèse : (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (0-8) $_{II}$ (1)	Autosyndèse : (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (0-7) $_{II}$ + (0-3) $_{III}$ etc...	Autosyndèse : (0-14) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (3-16) $_{II}$ + (0-4) $_{III}$ etc...	Autosyndèse : (0-14) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (9-20) $_{II}$ + (0-6) $_{III}$ + (0-3) $_{IV}$ + (0-3) $_{V}$ (4)
T. Timopheevi A C		Autosyndèse : (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (0-9) $_{II}$ + (0-3) $_{III}$ etc...	Autosyndèse : (0-14) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (4-15) $_{II}$ + (0-4) $_{III}$ + (0-2) $_{IV}$ etc...	
Triticum hexaploïdes A B D		Autosyndèse : (0-3) $_{II}$ de Blé + (0-7) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (0-13) $_{II}$ + (0-5) $_{III}$ etc...		Autosyndèse : (0-3) $_{II}$ de Blé + (0-14) $_{II}$ d'Agropyrum Observé : (3-22) $_{II}$ + (0-7) $_{III}$ + (0-5) $_{IV}$ + (0-3) $_{V}$ + (0-2) $_{VI}$ + (0-3) $_{VII}$

Dans les gamètes mâles et femelles ayant contribué à la synthèse des hybrides F_1 , nous pouvons nous attendre aux fréquences d'association suivantes :

Blés tétraploïdes AB ou AG.

Les formes haploïdes étudiées présentent en général une asyndèse pratiquement totale, soit 14_I à la M_I .

SIMONET et CHESNEAUX observent chez *T. Timopheevi* haploïde les fréquences suivantes sur 100 cellules analysées :

0_{II} 70 p. 100 ;

1_{II} 27 p. 100 ;

2_{II} 2 p. 100.

Blés hexaploïdes ABD.

Les Blés de ce groupe sont considérés comme des allopolyploïdes vrais : nous devrions donc avoir asyndèse totale en M_I chez les haploïdes, soit 21_I . En fait MCGINNIS et UNRAU constatent la présence de 0 à 3_{II} selon les cellules analysées, PERSON observe de 0 à 7_{II} , soit 16,56 p. 100 des cellules à 0_{II} , 26,86 p. 100 à 1_{II} , 29,66 p. 100 à 2_{II} , 18,14 p. 100 à 3_{II} , 6,62 p. 100 à 4_{II} , etc.

Nous pouvons donc avoir des associations de cet ordre, provenant des chromosomes du Blé, chez les hybrides F_1 (*Triticum vulgare* $\times$ *A. intermedium*) et (*Triticum vulgare* $\times$ *A. (elongatum 10x)*).

— *Agropyrum intermedium* $E_1 E_2 N_1$.

La forme haploïde n'a pu être étudiée directement : STEBBINS et FUNG TING PUN (1953) analysent les associations autosyndétiques des chromosomes de l'*Agropyrum* par l'intermédiaire de l'hybride (*Secale cereale* $\times$ *Agropyrum intermedium*) où ils ont pu individualiser les chromosomes du Seigle. Ils observent des associations autosyndétiques variant de 3 à 10_{II} avec des fréquences maxima pour les combinaisons suivantes :

$1_{III} + 5_{II} + 8_I$ 18 p. 100 ;

$1_{III} + 6_{II} + 6_I$ 18 p. 100 ;

$7_{II} + 7_I$ 16 p. 100.

Nous avons nous-mêmes réussi ce croisement, mais nous n'avons pas encore étudié les hybrides. Cependant, les combinaisons hybrides interspécifiques étudiées au cours des chapitres précédents confirment ces résultats.

— *Agropyrum campestre* $K_1 K_2 E_4 E_5$.

Nous avons déduit cette formule génomique de l'étude des hybrides interspécifiques. Nous n'avons pu la confirmer, ni par l'étude d'une forme haploïde, ni par l'étude de l'hybride (*A. campestre* $\times$ *S. cereale*). (Le croisement tenté a donné des grains qui n'ont pas germé.)

Nous avons admis une homologie partielle entre E_4 et E_5 et entre K_1 et K_2 . Nous pouvons donc attendre des associations autosyndétiques variant entre 0 et 14_{II} .

— *Agropyrum (elongatum 10x)*,

En ce qui concerne cette espèce, nous ne pouvons avancer aucune hypothèse. Les associations observées sont généralement très fortes : elles ne sont vraisemblablement pas dues à une autopolyploïdie stricte. PETO (1936) le considère comme un autoallopolyploïde à méiose partiellement irrégulière, ce que nous avons pu confirmer, mais nous ne pouvons préciser la proportion relative d'autopolyploïdie et d'allopolyploïdie.

Nous avons adopté la formule de STEBBINS et FUNG TING PUN (1953) ($B_2 E_1 E_2 F_1 F_2$) qui supposent E venu d'*A. elongatum* ($2n = 14$) et F venu d'*A. coespitosum* ($2n = 14$). Dans une autre publication, STEBBINS apparente les génomes d'*A. coespitosum* et d'*A. spicatum*. Nous ne faisons aucune hypothèse en ce qui concerne le génome F.

Les différentes combinaisons hybrides réalisées auront donc comme formules génomiques les formules établies dans le tableau XLIV.

Ceci nous amène aux constatations suivantes :

1° Hybrides pentaploïdes (Blés tétraploïdes $\times$ *A. intermedium*).

$AB E_1 E_2 N_1$ ou $AG E_1 E_2 N_1$.

Fréquence théorique des associations autosyndétiques : de 0 à 7_{II}.

Fréquence observée : (0-9)_{II} avec des moyennes par cellule variant de 1,65 à 4,53_{II}, selon les F_1 analysées, soit environ 2 génomes associés, très peu d'associations multivalentes : 0,12 à 0,77_{III} (0-3) et 0 à 0,9_{IV} (0-1).

0 à 22 chromosomes sont associés quelle que soit la formule génomique AB ou AG du Blé impliqué dans les croisements.

L'homologie entre les chromosomes associés est faible, si l'on en juge par l'amplitude de variation observée dans les appariements et par la fréquence de bivalents droits.

Les associations allosyndétiques entre les chromosomes du Blé et ceux de l'*Agropyrum* sont pratiquement nulles et il n'y a vraisemblablement aucune homologie entre les chromosomes des génomes A, B, G et les chromosomes des génomes E_1 , E_2 , N_1 .

Ce fait est confirmé par l'étude des amphidiploïdes, plus particulièrement par l'étude des amphidiploïdes *T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium*. Leur comportement en méiose est, en effet, assez voisin de celui qu'on pouvait attendre en juxtaposant les comportements moyens de chacun des deux parents. La fréquence des associations multivalentes est plutôt généralement plus faible que celle qui avait été observée chez l'*Agropyrum intermedium*. Il n'y a donc vraisemblablement pas d'échange entre chromosomes de Blé et chromosomes d'*Agropyrum*.

Ni A, ni B, ni G n'existent vraisemblablement chez *A. intermedium* ainsi que l'avaient supposé les Russes, puis, plus récemment PETO (1936) et SEARS (1948).

2° Hybrides hexaploïdes.

— (*Blés tétraploïdes* $\times$ *A. campestre*) A B K₁ K₂ E₄ E₅ ou A G K₁ K₂ E₄ E₅.

Fréquence théorique des associations autosyndétiques : 0 à 14_{II}.

Fréquence observée : 2 à 16_{II} avec des moyennes par cellule variant de 7,63 à 11,64_{II} selon les F₁ analysées, soit environ quatre génomes associés, très peu d'associations multivalentes : 0,12 à 0,86_{III} (0-4), 0,01 à 0,06_{IV} (0-2), 0 à 0,02_V (0-1).

4 à 34 chromosomes sont associés quelle que soit la formule génomique AB ou AG impliquée dans les croisements. L'homologie entre les chromosomes associés est plus forte que dans les croisements précédents, puisque la proportion de bivalents en anneaux est de l'ordre de 50 p. 100. L'amplitude de variation observée dans les appariements est néanmoins aussi forte.

La fréquence des associations observées ne dépasse guère celle que l'on pouvait attendre de la formule établie après l'étude des hybrides interspécifiques et les associations allosyndétiques sont vraisemblablement nulles ou très faibles.

L'étude méiotique de ces hybrides F₁ met en évidence un fait intéressant : environ quatre génomes sont associés à l'état bivalent (0-14)_{II} et pour tous les hybrides analysés, le pourcentage de bivalents en anneaux est de l'ordre de 50 p. 100, soit deux des génomes associés. Il y aurait donc chez *A. campestre*, une homologie assez forte entre deux des génomes, vraisemblablement plus forte que celle que nous avons déduite de l'étude de sa méiose d'une part, de celle des hybrides interspécifiques d'autre part.

— *Blés hexaploïdes* $\times$ *A. intermedium* A B D E₁ E₂ N₁.

Fréquence théorique des associations autosyndétiques : 0 à 7_{II} pour l'*Agropyrum* et quelques associations autosyndétiques provenant du Blé.

Fréquence observée : (0-13)_{II} avec des moyennes de 2,97 à 7,62_{II} selon les F₁ analysées, soit environ quatre génomes associés, peu d'associations multivalentes 0,11 à 1,16_{III} (0-5), 0 à 0,05_{IV} (0-1), 0 à 0,01_V (0-1), 0 à 29 chromosomes peuvent s'associer. Ces associations sont très légèrement supérieures à celles que nous avons observées chez les hybrides pentaploïdes ; même si l'on tient compte des associations autosyndétiques possibles, il devrait exister une légère homologie entre l'un des génomes de l'*Agropyrum* et le génome D du Blé.

Dans une série de croisements comparables, GAÛL (1953) a observé jusqu'à 40 chromosomes associés et conclut à une homologie partielle entre les génomes D du Blé et Xm (assimilable au génome que nous avons appelé N) de l'*Agropyrum*. Il suppose donc que deux *Aegilops* très voisins, *Aegilops squarrosa* d'une part, *Aegilops mutica* ou une espèce parente

d'autre part, ont contribué l'un à la synthèse de *Triticum vulgare*, l'autre à celle d'*Agropyrum intermedium*.

Les résultats que nous avons obtenus ne nous permettent pas d'affirmer cette hypothèse : l'étude des F_1 de R_1 issues du croisement (*T. vulgare* var. V. 27 $\times$ *A. intermedium*) de formule

$$\frac{A B D E_1 E_2 N_1 + 1}{A B D}$$

met en évidence un certain pourcentage de trivalents et de quadrivalents qui pourraient provenir d'associations allosyndétiques. Il est difficile toutefois de l'affirmer, des remaniements structuraux ont pu également se produire. De toute façon, l'homologie est très faible et les échanges entre chromosomes de Blé et chromosomes d'*Agropyrum* peu nombreux.

3° Hybrides octoploïdes.

— *Blés hexaploïdes* $\times$ *A. (elongatum 10x)* $A B D E_1 E_2 F_1 F_2 B_2$.

Les associations chromosomiques observées sont de l'ordre de quatre génomes à l'état bivalent, un génome sous forme d'associations multivalentes. L'imprécision de la formule, la complexité des associations observées chez le parent *Agropyrum* et chez les F_1 ne nous permet guère de formuler d'hypothèses en ce qui concerne les relations entre cet *Agropyrum* et le Blé. Néanmoins, les associations chromosomiques observées à la M_1 par SIMONET et DE CUGNAC chez les hybrides entre divers Blés (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. vulgare*) et *A. (elongatum 10x)* sont sensiblement identiques ; seul, le nombre moyen d'univalents observé est plus grand chez les hybrides *T. vulgare* $\times$ *A. (elongatum 10x)*.

Deux hypothèses sont possibles : ou bien les chromosomes associés proviennent uniquement d'autosyndèse, ou bien l'un des génomes A ou B, comme l'avait supposé PETO, donne avec les chromosomes de l'*Agropyrum* des associations allosyndétiques.

Il nous est impossible de trancher la question.

En résumé, seul le génome D, et encore bien modifié, pourrait être présent chez *A. intermedium*.

CONCLUSIONS

Au cours de notre travail, nous avons tenté de préciser les relations existant entre les différentes espèces d'*Agropyrum* et aussi entre certains *Agropyrum* et certains *Triticum*. Nous avons également cherché à situer les *Agropyrum* par rapport aux genres voisins appartenant à la tribu des *Hordeae*. Bien que nos résultats soient très fragmentaires, nous pouvons retenir les points suivants :

1° Les *Agropyrum* spontanés en France forment un groupe très homogène. On connaît leur homogénéité « extérieure » ; nous l'avons retrouvée

en étudiant les caryotypes, la nature de la polyploïdie, les possibilités de croisement et les affinités entre génomes. Nous pouvons donc considérer cet ensemble d'espèces comme une unité systématique réelle, *A. caninum* étant cependant un peu aberrant.

2° A l'intérieur de ce groupe, nous pouvons définir huit espèces : *A. elongatum*, *caninum*, *junceum boreo-atlanticum*, *junceum mediterraneum*, *repens*, *intermedium*, *littorale*, *campestre*. Ces espèces peuvent être assimilées à des *coenospecies* dans le sens défini par CLAUSEN, KECK et HIESEY (1945). Seul *A. elongatum* est diploïde ($2n = 14$) ; les autres espèces doivent, pour la plupart, dériver d'hybridations suivies de doublement chromosomique, à partir d'un nombre sans doute restreint de types diploïdes. Ces huit espèces d'*Agropyrum* sont stabilisées et susceptibles de se reproduire par voie sexuée ; les hybridations interspécifiques sont souvent possibles, mais donnent des F_1 stériles. Isolées génétiquement, les espèces le sont souvent aussi écologiquement et géographiquement.

3° Nous pouvons séparer ces espèces en groupes d'après divers critères d'affinité : la morphologie générale, les caractères des épidermes, le caryotype, l'habitat et la répartition géographique. La disposition plane la plus simple est reproduite dans la planche 24 : les espèces sont ainsi groupées d'après leurs affinités et nous pouvons représenter par des traits de jonction les hybrides que nous avons obtenus. Dans la planche 25, nous avons simplifié la représentation des *Agropyrum*, que nous avons situés par rapport aux genres voisins.

4° L'espèce *A. caninum* occupe une position exceptionnelle : elle est plus apparentée aux *Hordeum* et *Elymus* (avec lesquels elle se croise) qu'aux autres *Agropyrum* avec lesquels elle n'a jamais été hybridée. Nous avons maintenu cette espèce dans le genre *Agropyrum* en raison des affinités que nous lui avons trouvées avec certaines formes d'*A. repens* ; une prospection assez vaste montrerait peut-être l'existence de formes intermédiaires et permettrait de relier ces espèces. Cependant, si nous étions partie non du genre *Agropyrum* mais, par exemple, du genre *Elymus*, nous lui aurions peut-être annexé l'espèce *E. caninus* pour des raisons aussi valables : cette espèce est une espèce-frontière.

A. elongatum, seule espèce diploïde, constitue l'un des pôles du genre *Agropyrum* ; il présente des affinités certaines avec *A. intermedium* et avec les deux *A. junceum*. Les difficultés que nous avons eues à le croiser viennent peut-être de son faible nombre de chromosomes.

A. junceum boreo-atlanticum constitue sans doute un autre pôle du genre *Agropyrum* ; nous l'avons récemment croisé avec *A. repens* et *A. elongatum* : ces hybrides n'ont pas encore été étudiés. *A. junceum mediterraneum* n'a été distingué d'*A. junceum boreo-atlanticum* qu'après les premiers dénombrements chromosomiques : c'est dire leur ressemblance. C'est en grande partie par l'intermédiaire d'*A. junceum mediterraneum*

que le pôle *junceum* a pu être relié aux espèces qui occupent une position centrale.

A. campestre est la plus remarquable de ces espèces : il se croise en effet avec *A. junceum mediterraneum*, *A. intermedium* et *A. repens*, assurant ainsi la jonction entre les trois sections *Juncea*, *Repentia* et *Intermedia*, définies par PRAT.

A. littorale a des affinités avec le groupe *junceum*. Enfin, *A. intermedium* n'a pu être croisé avec *A. repens*, et se rapproche un peu d'*A. elongatum*. Nous remarquerons que les quatre espèces *repens*, *campestre*, *intermedium* et *littorale* constituent un groupe morphologique très typé à l'intérieur même du genre.

5° Les *Agropyrum* occupent une position centrale parmi les *Hordeae* puisqu'ils relient les genres *Hordeum* et *Elymus* aux genres *Triticum*, *Secale*, *Aegilops*, en suivant la chaîne *A. caninum*, *A. repens*, *A. campestre*, *A. intermedium*. Nous avons pu croiser cette dernière espèce avec des Blés des trois séries et avec le Seigle cultivé ; certains auteurs ont pu l'hybrider avec divers *Aegilops*.

Les affinités entre *A. campestre* et les Blés, qui n'avaient jamais été mises en évidence, sont moins grandes.

6° Au cours de l'étude des hybrides entre *Triticum* et *Agropyrum*, nous avons vu combien les associations allosyndétiques étaient faibles et fluctuantes : nous en avons déduit l'absence d'homologie forte entre les deux genres. En tenant compte de la viabilité et de la fertilité des hybrides (CLAUSEN, KECK et HIESEY, 1945), nous pouvons donner les précisions suivantes :

a) Les Blés diploïdes (génome A) et les *Agropyrum* semblent très éloignés les uns des autres.

— Le croisement direct est impossible.

— Les seuls hybrides que nous avons obtenus entre *A. intermedium* et la forme autotétraploïde de *T. monococcum*, sont léthaux ou subléthaux.

Les deux espèces croisées seraient trop distantes et la coexistence de leurs stocks chromosomiques chez les hybrides ne saurait déterminer leur développement favorable.

b) Les Blés tétraploïdes (AB ou AG) se croisent aisément avec *A. intermedium* et *A. campestre*, et les hybrides sont vigoureux mais totalement stériles. Les associations chromosomiques observées à la méiose des F₁, proviennent uniquement d'autosyndèse : les stocks chromosomiques des parents sont assez différents pour ne pas s'apparier mais assez semblables pour déterminer un développement harmonieux des hybrides. L'étude des amphidiploïdes confirme ce point de vue. Les deux espèces d'*Agropyrum* seraient relativement voisines des Blés tétraploïdes.

c) Parmi les *Agropyrum* français, seul *A. intermedium* se croise avec les Blés hexaploïdes (ABD). Les F₁ sont vigoureuses mais stériles

et présentent peut-être à la méiose une faible allosyndèse entre les génomes D et N₁. L'homologie n'est pas suffisamment nette pour qu'on puisse placer *A. intermedium* beaucoup plus près des Blés hexaploïdes que des Blés tétraploïdes. L'étude des amphidiploïdes n'apporte ici aucun élément supplémentaire, leur nombre élevé de chromosomes étant sans doute la cause de leur manque de vigueur et de fertilité.

Bien qu'apparentés, les genres *Triticum* et *Agropyrum* ne possèdent pas, à proprement parler, de génomes communs : ils ont suffisamment évolué pour que les homologies ne soient plus guère décelables. Cependant, les deux genres ne sont pas complètement isolés, *A. intermedium* et les Blés tétraploïdes étant les « meilleurs » intermédiaires. La création d'amphidiploïdes et l'utilisation de l'introggression développeront ces relations.

7° Sur le plan pratique, les amphidiploïdes représentent un matériel nouveau dont on ignore les possibilités. L'introggression offre des perspectives plus classiques, par exemple l'obtention de « Blés » à 42 chromosomes possédant quelques caractéristiques venant d'un *Agropyrum*. Ces échanges pourraient résulter soit d'échanges normaux entre chromosomes partiellement homologues, soit de remaniements affectant des chromosomes non homologues. Les amphidiploïdes peuvent d'ailleurs être utilisés avantageusement au départ d'un programme d'introggression, par exemple en croisant un amphidiploïde (*T. persicum* × *A. intermedium*) par *T. vulgare*.

Malais, de toute façon, une sélection des *Agropyrum* doit précéder tout travail de croisement avec les Blés.

RÉSUMÉ

Une sélection améliorante efficace à partir de croisements entre *Triticum* et *Agropyrum* n'est possible que dans la mesure où l'on connaît bien ces deux genres et leurs relations. Une rapide mise au point des divers travaux effectués jusqu'à présent permet de constater que l'on peut partir de bases solides pour les *Triticum*, mais qu'il n'en est pas de même pour les *Agropyrum*. Les relations entre les deux genres sont mal connues. Le genre *Agropyrum* est particulièrement complexe ; les nombreux systématiciens qui s'y sont intéressés sont loin d'être d'accord sur la détermination du nom et du nombre des espèces à y inclure. La pérennité, la stérilité, l'allogamie et la polyploïdie ont contribué à cette confusion : à partir d'un petit nombre d'espèces diploïdes ($2n = 14$), d'ailleurs très diverses, un ensemble complexe s'est constitué : la cytogénétique doit pouvoir nous aider à l'analyser.

Après un examen critique des différents travaux traitant des *Agro-*

pyrum, nous avons reconnu et défini huit espèces ou sous-espèces spontanées en France, que nous avons seules étudiées : *A. elongatum* (HOST) P. B. $2n = 14$, *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$, *A. junceum* spp *boreo-atlanticum* (L.) S. G. $2n = 28$, *A. junceum* spp *mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$, *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$, *A. intermedium* (HOST) P. B. $2n = 42$, *A. littorale* (HOST) DUM. $2n = 42$, *A. campestre* G. G. $2n = 56$.

Il existe également un certain nombre d'hybrides naturels à $2n = 35$, 42 ou 49 chromosomes. Toutes les espèces sauf une, *A. elongatum*, sont polyploïdes. Elles ont vraisemblablement été formées par autopolyploïdie, par allopolyploïdie ou par une combinaison de ces deux processus évolutifs. C'est ce que nous avons tenté de préciser dans la première partie du mémoire.

Deux chapitres sont consacrés à la présentation du matériel : habitat et répartition géographique, caractères morphologiques. Certaines espèces ont un habitat très typé (*A. elongatum*, *A. caninum*, *A. junceum*, *A. littorale*) ; les espèces *A. repens*, *A. littorale*, *A. campestre*, *A. intermedium* sont morphologiquement voisines.

Le nombre de chromosomes a déjà été utilisé comme caractère d'appoint dans la Systématique des *Agropyrum*. Nous avons réalisé l'étude détaillée des caryotypes. Ceci nous a permis :

1° de confirmer l'existence d'une série polyploïde à l'intérieur du genre (aucun nombre nouveau n'a été détecté parmi les 81 clones analysés).

2° De souligner l'importance des formes hybrides non équilibrées à $2n = 35$, 42 et surtout 49 chromosomes.

3° De mettre en évidence l'homogénéité des caryotypes. Ceux-ci, d'une manière générale, sont du type symétrique, avec des chromosomes à centromères médians ou submédians : seule, la proportion relative de chacun de ces types varie selon les espèces. Le nombre reste l'élément le plus important pour la discrimination des espèces ; cependant, des différences ont été observées entre elles, par exemple pour le nombre et la forme des chromosomes à satellite et la taille des chromosomes.

Deux autres chapitres sont plus spécialement consacrés à l'étude du comportement en méiose des *Agropyrum* et de leurs hybrides. Nous avons pu constater la présence de quadrivalents à la métaphase réductionnelle chez six des espèces analysées : *A. junceum boreo-atlanticum*, *A. junceum mediterraneum*, *A. intermedium*, *A. littorale*, *A. repens*, *A. campestre*. Ceci nous a permis de conclure à l'existence d'une autotétraploïdie partielle, vraisemblablement assez ancienne. Ces espèces présentent néanmoins une fertilité et une stabilité assez bonnes.

Nous avons fait d'autre part l'analyse méiotique de six hybrides interspécifiques réalisés expérimentalement : (*A. campestre* $\times$ *A. repens*), (*A. junceum med.* $\times$ *A. campestre*), (*A. junceum med.* $\times$ *A. intermedium*),

(*A. intermedium* $\times$ *A. littorale*), (*A. campestre* $\times$ *A. intermedium*), (*A. junceum med.* $\times$ *A. littorale*), et nous avons également étudié quelques hybrides naturels à $2n = 35, 42$ ou 49 chromosomes.

Les conclusions sont les suivantes :

1° La fréquence des associations chromosomiques chez les hybrides est forte ; il s'agit à la fois d'autosyndèse et d'allosyndèse.

2° La fréquence des associations autosyndétiques est beaucoup plus élevée que ne le laissait supposer l'étude méiotique des espèces parentes : l'affinité différentielle joue donc fortement et complique les interprétations ; il y aurait allopolyploïdie segmentaire plutôt qu'autopolyploïdie.

3° La fréquence des associations allosyndétiques est également assez élevée. Ces espèces présentent donc pour la plupart d'assez fortes affinités. Un petit nombre d'espèces diploïdes a vraisemblablement contribué à leur formation ; elles sont à rechercher à l'intérieur du genre et parmi les genres voisins.

Nous proposons une classification des *Agropyrum* d'après la nature de la polyploïdie et nous avons également ébauché une classification génomique.

Espèce	Nature de la polyploïdie	Constitution génomique	Remarques
<i>A. elongatum</i> (HOST) P. B.		E	
<i>A. caninum</i> (L.) P. B.	Allopolyploïdie	SX ⁽¹⁾	S = <i>A. spicatum</i>
<i>A. junceum b. a.</i> (L.) S. G.	Allopolyploïdie segmentaire	J ₁ J ₂ ⁽²⁾	Y $\neq$ J ?
<i>A. junceum med.</i> (L.) S.	Allopolyploïdie complexe	J ₁ J ₂ E ₃	
<i>A. littorale</i> (HOST) DUM.	Allopolyploïdie complexe	N ₂ N ₃ Y ₁	
<i>A. intermedium</i> (HOST) P. B.	Allopolyploïdie complexe	E ₁ E ₂ N ₁ ⁽³⁾	R $\neq$ K $\neq$ N ?
<i>A. repens</i> (L.) P. B.	Allopolyploïdie complexe	R ₁ R ₂ Z ₁	
<i>A. campestre</i> G. G.	Allopolyploïdie complexe	K ₁ K ₂ E ₄ E ₅	

(¹) STEBBINS (1955). (²) OSTERGREN (1940). (³) C'est l'une des hypothèses de STEBBINS (1953).

La seconde partie de ce travail est consacrée à l'étude des hybrides entre les genres *Triticum* et *Agropyrum*. Elle a pour but :

1° De préciser les possibilités de croisement entre les deux genres.

2° De définir leurs relations d'homologie chromosomique.

Nous avons confirmé les possibilités de croisement entre *Agropyrum intermedium* et les Blés à $2n = 28$ et 42 ; nous avons constaté certaines incompatibilités de nature variétale. Nous avons de plus, obtenu l'hybride entre *Triticum monococcum* autotétraploïde et *A. intermedium*.

Nous avons obtenu les premiers hybrides entre *A. campestre* et les Blés à $2n = 28$ (*Triticum dicoccum* et *T. Timopheevi*) ; nous n'avons pas réussi à croiser cet *Agropyrum* avec les Blés à $2n = 42$.

Nous avons de plus obtenu et étudié des hybrides entre *Triticum vulgare* et l'espèce décaploïde d'origine russe connue à tort sous le nom d'*Agropyrum elongatum*.

Nous n'avons pu obtenir d'hybrides entre les autres espèces françaises d'*Agropyrum* et les Blés.

Les hybrides *Triticum* $\times$ *Agropyrum* ressemblent beaucoup à l'*Agropyrum* et sont notamment pérennes ; ils sont généralement très vigoureux et stériles. Les associations chromosomiques observées chez les F_1 sont généralement lâches (bivalents droits) et très fluctuantes : cette fluctuation a été étudiée en détail chez les F_1 *T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*.

Les quelques associations observées chez les F_1 entre les Blés à $2n = 28$ et *A. intermedium* (0 à 7_{II}) proviennent principalement d'auto-syndèse entre les chromosomes de l'*Agropyrum*.

Les associations observées chez les F_1 entre les Blés à $2n = 28$ et *A. campestre* sont moins lâches et plus fréquentes (0 à 14_{II} dont environ la moitié de bivalents en anneaux) et proviennent d'autosyndèse entre les chromosomes de l'*Agropyrum*.

Chez les F_1 entre les Blés à $2n = 42$ et *A. intermedium*, on trouve :
— certainement des associations autosyndétiques entre les chromosomes de l'*Agropyrum*,

— peut-être quelques associations allosyndétiques entre le génome D du Blé et l'un des génomes de l'*Agropyrum*, vraisemblablement N_1 .

Il n'y a donc pas d'homologie forte entre les *Agropyrum* que nous avons étudiés et le genre *Triticum*.

Les F_1 sont normalement stériles et l'on doit recroiser ou traiter à la colchicine pour pouvoir obtenir des descendants :

1. Si nous considérons le croisement entre *T. vulgare* (formule ABD) et *A. intermedium* ($E_1 E_2 N_1$), le recroisement de la F_1 par *T. vulgare* donne quelques grains généralement issus de gamètes femelles non réduits. Les plantes ($2n = 63 \pm$), diploïdes pour le Blé et haploïdes pour le Chiendent, présentent de 21 à 28_{II} (21_{II}* du Blé + 0 à 7_{II} autosyndétiques du Chiendent).

L'autofécondation conduit à des types très variables mais qui devraient pour la plupart se stabiliser au bout de plusieurs générations vers $2n = 56$ (ABDE) : un deuxième recroisement par le Blé semble nécessaire pour obtenir des types à $2n = 42$ voisins du Blé. Ces « Blés » pourront présenter certains caractères du Chiendent, à la suite soit d'échanges normaux entre chromosomes (ou parties de chromosomes) homologues, soit de remaniements affectant des chromosomes non-homologues : l'introgression est possible.

2. Les amphidiploïdes (obtenus par traitement à la colchicine) entre Blés à $2n = 28$ et *A. intermedium* sont fertiles mais plus ou moins stables : l'amphidiploïde *T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium* est beaucoup moins régulier (3 p. 100 de plantes à $2n = 70$) que l'amphidiploïde *T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium* (60 p. 100 de plantes à $2n = 70$).

Ces amphidiploïdes ont un comportement méiotique plus aberrant que celui que l'on pouvait attendre de l'étude des parents. De plus, ils présentent un certain nombre d'anomalies (cellules-mères du pollen à

nombre réduit, plasmodes). Les plantes sont cependant vigoureuses et fertiles, et peuvent être utilisées à diverses fins : recroisement avec des Blés, recroisement avec d'autres genres, éventuellement culture.

Au contraire, les amphidiploïdes entre *T. vulgare* et *A. intermedium* sont des plantes à croissance très lente, peu vigoureuses et presque complètement stériles. Elles sont chromosomiquement instables ($2n = \pm 80$) et leur méiose est irrégulière (10 à 15 univalents en M_1). On retrouve les anomalies (plasmodes, nombres réduits) signalées ci-dessus. La seule utilité de ces amphidiploïdes semble être de permettre le recroisement avec *T. vulgare* (environ 1 p. 100 de réussite), ce qui donne plus simplement le même résultat que le recroisement sur des F_1 .

Du point de vue phylogénique, les *Agropyrum* français forment donc un groupe assez homogène (*comparium*) constitué d'espèces « synthétiques » complexes pouvant être assimilées à des *coenospecies*. Ils occupent une position centrale dans la tribu des *Hordeae*, puisqu'ils forment une série continue assurant la liaison entre les genres *Triticum* et *Hordeum*. Ils sont plus directement apparentés aux Blés qu'aux Orges, bien que les liens qui les unissent aux différents Blés soient très lâches. La liaison avec les Orges est assurée par *A. caninum* et *A. repens* ; la liaison avec les Blés est assurée par *A. intermedium* et *A. campestre*. *A. junceum* et *A. elongatum* ($2n = 14$) semblent former deux autres « pôles » du genre *Agropyrum*. L'étude des relations avec le genre *Aegilops* fournirait probablement quelques éclaircissements sur la jonction entre *Agropyrum* et *Triticum*. Ces deux genres sont actuellement bien distincts : la création d'hybrides amphidiploïdes ou l'utilisation de l'introggression les rapprochera, et fournira un matériel très variable aux sélectionneurs.

SUMMARY

Cytogenetical studies on french *Agropyrum* and on their hybrids with wheats.

The first part of this work is devoted to the study of french *Agropyrum*. After a survey of the works dealing with *Agropyrum*, we have acknowledged and defined 8 species or sub-species spontaneous in France :

- A. elongatum* (Host) P. B., $2n = 14$.
- A. caninum* (L.) P. B., $2n = 28$.
- A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G., $2n = 28$.
- A. junceum mediterraneum* (L.) S., $2n = 42$.
- A. repens* (L.) P. B., $2n = 42$.
- A. littorale* (Host) Dum., $2n = 42$.
- A. intermedium* (Host) P. B., $2n = 42$.
- A. campestre* G. G., $2n = 56$.

Moreover, there are some natural hybrids. The comparative study of geographical distribution, habitat, morphological characteristics, caryotypes, meiotic behaviour of these species and of some of their natural or artificial

hybrids, has allowed to establish a classification of *Agropyrum*, based, in addition to the characters generally used by taxonomists, on the nature of polyploidy and on genomic constitution (cf. table in the french summary).

The second part is devoted to the study of the hybrids (*Triticum* $\times$ *Agropyrum*). We had in mind to determine the relations of chromosome homology between the two genera, and, by the light of the results obtained, to perfect the working methods for the breeder with an eye to a practical utilization of these hybrids. We have confirmed the possibilities of hybridization between *A. intermedium* and the wheats having $2n = 28$ and 42 , and we have observed some incompatibilities due to the variety involved; we have obtained the hybrid (*T. monoccoccum* $4x \times A. intermedium$) as well as the first hybrids between *A. campestre* and the wheats having $2n = 28$ (*Triticum dicoccum*, *T. Timopheevi*); we did not succeed in crossing *A. campestre* with other wheats. Moreover, we have obtained hybrids between *T. vulgare* and *A. (elongatum* $10x$) ($2n = 70$).

Then, we have analysed the meiotic behaviour in the F_1 generation and we have come to the conclusion that there was not a great homology between the chromosomes of the *Agropyrum* and *Triticum* involved in the crosses.

From these male sterile F_1 , by backcross to wheat or by colchicine treatment, we have obtained a fertile progeny which has also been studied cytologically. The F_1 of R_1 issued from the hybrids (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) generally come from unreduced female gametes, whereas those issued from the hybrids (*T. vulgare* $\times$ *A. elongatum* $10x$) come from partially reduced female gametes. All are fertile and give, either by backcross, or by selfing, a highly heterogeneous progeny. Amphidiploids present some meiotic abnormalities; they are fertile but more or less stable. The amphidiploid (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) is an exception: it is very weak, hardly fertile and presents many meiotic abnormalities.

From the results achieved, we draw some conclusions concerning the place occupied by the genera *Triticum* and *Agropyrum* inside the tribe of *Hordeae*, their phylogenic and genomic relationships and the possibilities of using their hybrids in plant-breeding.

ZUSAMMENFASSUNG

Cytogenetisches Studium der französischen *Agropyrum* und ihrer Weizenhybriden.

Der erste Teil dieser Arbeit ist dem Studium der französischen *Agropyrum* gewidmet. Nach der Besprechung der verschiedenen Veröffentlichungen die das Thema « *Agropyrum* » behandeln, wurden von uns, in Frankreich, 8 spontane Sorten oder Untersorten erkannt und bestimmt: *A. elongatum* (Host) P. B. $2n = 14$; *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$; *A. junceum* boreo-atlanticum (L.) S. G. $2n = 28$; *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$; *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$; *A. littorale* (Host) Dum. $2n = 42$; *A. campestre* G. G. $2n = 56$. Darüber hinaus gibt es einige natürliche Hybriden. Dank des Vergleiches dieser Sorten und einiger ihrer natürlichen Hybriden in Bezug auf ihre geographische Verteilung, ihr Habitus, ihre morphologischen Merkma-

len, ihre Karyotypen und ihr Betragen während der Meiose, konnten wir eine Klassifikation der *Agropyrum* aufstellen. Diese Klassifikation stützt sich nicht nur auf die klassischen Merkmale der Taxinomisten, aber ebenfalls auf die Natur der Polyploidie und auf die Konstitution des Genoms (siehe Tabelle in der französischen Zusammenfassung).

Der zweite Teil betrifft das Studium der *Triticum* $\times$ *Agropyrum* Hybriden. Dabei hatten wir uns vorgenommen :

— einerseits die Beziehungen der chromosomischen Homologie zwischen den beiden Gattungen zu bestimmen,

— anderseits die Ergebnisse dieses Vergleiches zu benützen um eine Methodik für die praktische Benützung dieser Kreuzungen durch die Züchter zu erzielen. Folgende Resultate wurden ermittelt :

1. — Bestätigung der Kreuzungsmöglichkeit zwischen *A. intermedium* und Weizen mit $2n = 28$ und 42 . Feststellung gewisser Unverträglichkeiten varietalischer Natur.

2. — Erlangung des Hybrides (*T. monococcum* $4n \times A. intermedium$) sowie der ersten Hybriden zwischen *A. campestre* und Weizen mit $2n = 28$ (*T. dicoccum* und *T. Timopheevi*) (es gelang uns nicht *A. campestre* mit andern Weizen zu kreuzen).

3. Erlangung von Hybriden zwischen *T. vulgare* und *A. (elongatum 10 X)* ($2n = 70$).

In der Folge wurde das Betragen während der Meiose der F_1 analysiert und es konnte beschlossen werden, dass keine starke Homologie zwischen den Chromosomen von *Agropyrum* und denjenigen von den *Triticum*, die in unseren Kreuzungen mitwirkten, bestehe.

Durch Rückkreuzung dieser männlich-sterilen F_1 mit Weizen oder durch Colchicinbehandlung wurden fruchtbare Nachkommen, die ebenfalls cytogenetisch analysiert wurden, erhalten. Während die F_1 der R^1 von den Hybriden (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) gewöhnlich von unreduzierten weiblichen Gameten stammen, kommen diejenigen von den Hybriden (*T. vulgare* $\times$ *A. elongatum 10 X*) von teilweise reduzierten weiblichen Gameten. Alle sind fruchtbar und ergeben durch Rückkreuzung oder durch Selbstung, eine sehr heterogene Nachkommenschaft. Die Amphidiploiden weisen gewisse Anomalien bei der Meiose auf ; sie sind fruchtbar aber mehr oder wenig beständig. Das Amphidiploid (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) bildet dabei eine Ausnahme : es ist schwachwüchsig, sehr wenig fruchtbar und zeigt zahlreiche Anomalien bei der Meiose.

Die erzielten Ergebnisse erlauben uns gewisse Schlussfolgerungen, über die Stellung der Gattungen *Triticum* und *Agropyrum* innerhalb der *Hordeae*, über ihre phylogenenischen und genomischen Beziehungen sowie über die Möglichkeit der Verwendung ihrer Hybriden durch die Praxis, zu ziehen.

Цитогенетическое исследование французских «*Agropyrum*» и их гибридов с пшеницами.

И. КОДЭРОН.

Станция мелiorации растений, Клермон-Феран.

РЕЗЮМЕ

Первая часть этой работы посвящена изучению французских «*Agropyrum*». После обзора работ, третирующих «*Agropyrum*», мы определили восемь видов или под-видов, дико-растущих во Франции :

A. elongatum (Host) P. B. $2n = 14$; *A. caninum* (L) P. B. $2n = 28$; *A. junceum boreo-atlanticum* (L) S. G. $2n = 28$; *A. junceum mediterraneum* (L) S. $2n = 42$; *A. repens* (L) P. B. $2n = 42$; *A. littorale* (Host) Dum. $2n = 42$; *A. campestre* G. G. $2n = 56$. Существует также несколько естественных гибридов. Сравнительное изучение географического распространения, габитуса, морфологических характеров, карпо-типов, мейотического поведения этих видов и нескольких их гибридов естественных и экспериментальных, позволило нам установить классификацию «*Agropyrum*», основанную помимо классических характеров, употребляемых таксономистами, на натуре полиплоидии и на геномическом составе (см. таблицу французского резюме).

Вторая часть посвящена изучению гибридов (*Triticum* $\times$ *Agropyrum*). Мы имели целью определить отношения хромозомической гомологии между двумя видами и в свете полученных результатов, установить методы работы для селекционера, для практического использования этих скрещиваний. Мы подтвердили возможность скрещивания между *A. intermedium* и пшеницами с $2n = 28$ и 42, и установили некоторые несовмещения сортового характера; мы получили гибрид (*T. monoccum* $4n \times A. intermedium$) также как и первые гибриды между *A. campestre* и пшеницами с $2n = 28$ (*T. dicoccum* и *T. Timopheevi*); нам не удалось скрестить *A. campestre* с другими пшеницами. Сверх того, мы получили гибриды между *T. vulgare* и *A. (elongatum 10 \times)* ($2n = 70$).

Затем, мы анализировали мейотическое поведение в F_1 и заключили, что нет отчетливой гомологии между хромосомами *Agropyrum* и *Triticum* введенных в скрещивания. От этих F_1 бесплодных, переоплодотворением с пшеницей или обработкой колхицином, мы получили плодородное потомство, тоже изученное цитогенетически. F_1 от R_1 полученные от гибридов (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) происходят, обыкновенно, от женских не редуцированных гаметов, тогда как полученные от гибридов (*T. vulgare* $\times$ *A. elongatum 10 \times*) происходят от частично-редуцированных женских гаметов.

Все они являются плодородными и дают, переоплодотворением или самооплодотворением, весьма гетерогенное потомство. Амфидиплоиды представляют некоторые мейотические аномалии; они фертильны но более или менее устойчивы. Амфидиплоид (*T. vulgare* $\times$ *A. intermedium*) делает исключение : он малосилен, очень слабой фертильности и представляет многочисленные мейотические аномалии.

Из полученных результатов мы определяем известное количество заключений, относительно положения родов *Triticum* и *Agropyrum* в племени *Hordeae*, их филогенетическое и геномическое соотношение и возможности использования их гибридов на поле практики.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON (E.). — *Introgressive hybridization*. New York (Ed. J. Wiley and Sons), 109 p., 1949.
- ARARATIAN (A. G.). — The chromosome numbers of certain species and forms of *Agropyrum*. *Sovetskaja Botanika* n° 6, 109-111, 1938 (résumé dans *Plant Breed. Abstr.*, **9**, 1080, 1936).
- ARMSTRONG (J. M.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. I. Crossing results and description of the first generation hybrids. *Canad. J. Res.*, **C 14**, 190-202, 1936.
- ARMSTRONG (J. M.). — Investigations in *Triticum-Agropyron* hybridization. *Empire J. of Expt. Agric.*, **13**, 41-53, 1945.
- ARMSTRONG (J. M.) and McLENNAN (H. A.). — Amphidiploidy in *Triticum-Agropyron* hybrids. *Sci. Agric.*, **24**, 285-298, 1944.
- ARMSTRONG (J. M.) and STEVENSON (T. M.). — The effects of continuous line selection in *Triticum-Agropyrum* hybrids. *Empire J. Expt. Agric.*, **15**, 51-64, 1947.
- ASCHERSON (P.) and GRAEBNER (P.). — *Synopsis Mitteleuropäischen Flora* II, 1^{re} partie. Leipzig (Engelmann), 1898-1902.
- ASHMAN (R. B.) and BOYLE (W. S.). — A cytological study of the induced octoploid of an *Agropyron-Hordeum* hybrid. *J. Hered.*, **46**, 6, 297-301, 1955.
- AVDULOW (P.). — Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen. *Bull. of appl. Bot. Genet and plant Breeding*, suppl. **43**, 1-428, 1931 (cité par OSTERGREN in *Hereditas*, **26**, 1940).
- BELL (G. D. H.). — Investigations in the *Triticinae*. I. Colchicine techniques for chromosome doubling in interspecific and intergeneric hybridization. *J. Agric. Sci.* **40**, 1-2, 9-18, 1950.
- BELL (G. D. H.) and SACHS (L.). — Investigations in the *Triticinae*. II. The cytology and fertility of intergeneric and interspecific F_1 hybrids and their derived amphidiploids. *J. Agric. Sci.* **43**, 1, 105-115, 1953.
- BOREAU (A.). — *Flore du Centre de la France et du Bassin de la Loire*. Paris (Ed. Boret), tome II, p. 728, 1857.
- BOREAU (A.). — Revue des principales espèces d'*Agropyrum* croissant en Europe. *Extrait des Mém. Soc. Acad. de Maine et Loire*, XXIV, 347-360, 1869.
- DR BOULY DE LESDAIN. — *Graminées indigènes et adventices des environs de Dunkerque*. Société Dunkerquoise, 133 p., 1934.
- BOYLE (W. S.) and HOLMGREN (A. H.). — A cytogenetic study of natural and controlled hybrids between *Agropyron trachycaulum* and *Hordeum jubatum*. *Genetics*, **40**, 4, 539-545, 1955.
- BRINK (R. A.), COOPER (D. C.) and AUSERMAN (L. E.). — A hybrid between *H. jubatum* and *Secale cereale* reared from an artificially cultivated embryo. *J. Hered.*, **35**, 66-75, 1944.
- BRITTON (D. M.) and HULL (J. W.). — Mitotic instability in blackberry seedlings. *J. Hered.*, **47**, 5, 205-210, 1956.
- DA CAMARA (A. de Sousa). — Efeitos dos raios X nos cromosomas do *Triticum monococcum*. Sua análise na apreciação da filogenia do trigo. *Ann. Inst. Sup. Agron. Lisboa*, **7**, 29-61, 1935.
- CANDOLLE (A. DE). — *Flore française et supplément.*, tome V, p. 282, 1815.
- CAROLI (G.). — The effect of some oxyquinoline derivatives on pea chromosomes. *Agri. Hort. Genet.* **X**, 3/4, 152-157, 1954.
- CAUDERON (Y.). — Observations sur les croisements *Triticum* $\times$ *Agropyrum*. *Conf. Europ. Herbages*, 67-69, 1954.
- CAUDERON (Y.). — Obtention d'amphidiploïdes à partir de croisements entre des *Triticum* à $2n = 28$ et des *Agropyrum* (*glaucum* $2n = 42$ et *campestre* $2n = 56$). 8^e Congrès Intern. Bot., 199-200, 1954.

- CAUDERON (Y.). — Etude comparative du comportement en méiose de quelques *Agropyrum* et de leurs hybrides F₁. *C.R. Acad. Sci.*, **243**, 1054-1056, 1956.
- CAUDERON (Y. et A.). — Etude de l'hybride F₁ entre *Hordeum bulbosum* L. et *H. secalinum* Schreb. *Ann. Amel. Plantes*, 307-317, 1956.
- CIFERRI (R.). — The first interspecific wheat hybrids. *J. Hered.*, **46**, 2, 81-83, 1955.
- CLAPHAM (A. R.), TUTIN (T. G.) and WARBURG (E. F.). — *Flora of the British Isles*. Cambridge Univ. Press, 1591 p., 79 fig., 1952.
- CLAUSEN (J.), KECK (D. D.) and HIESEY (W. M.). — Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy with examples from the *Madiinae*. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, n° 564, 174 p., 1945.
- COSTE (H.). — *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Paris (Klincksieck), tome III, 662-666, 1906.
- CRASNIUK (A. A.). — The hybrid of *Secale cereale* × *Agropyrum cristatum*. *Social Grain Farming* **5**, 106-114, 1935 (cité par STEBBINS in *Genetics*, **38**, p. 608, 1953).
- CUGNAC (A. DE) et SIMONET (M.). — Etude cytogénétique de quelques hybrides intergénériques d'*Agropyrum* : *Agroelymus* *Agrohordeum* et *Agrotriticum*. *Ann. Amel. Plantes* IV, 433-452, 1953.
- DARLINGTON (C. D.). — *Recent advances in cytology*. London (Churchill 2nd ed., 671 p., 1937).
- DARLINGTON (C. D.). — *Chromosome botany*. London (G. Allen and Unwin) 186 p., 36 fig., 1956.
- DARLINGTON (C. D.) and LA COUR (L. F.). — *The handling of chromosomes*. London (G. Allen and Unwin) 180 p., 2^e ed. 1945.
- DESFONTAINES (M.). — *Tableau de l'Ecole de Botanique du Museum d'Histoire Naturelle*. Paris (chez J. A. Brosson), p. 16, 1804.
- DOBZHANSKY (Th.). — *Genetics and the origin of species*. New York (Columbia Univ. Press) revised ed., 446 p., 1941.
- DOMMERGUES (P.). — Action de la colchicine sur l'orge cultivée. *Ann. Amel. Plantes*, I, 295-331, 1951.
- DOWRICK (G. J.). — The chromosomes of *Chrysanthemum*. II. Garden varieties. *Heredity*, **7**, 1, 59-72, 1953.
- DUVAL-JOUVE (J.). — Etude anatomique de quelques graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'Hérault. *Extrait des Mém. Acad. Sci. et Lettres Montpellier, section Sciences*, VII, 309-406, 1870.
- DUVAL-JOUVE (J.). — Notes sur quelques plantes récoltées en 1875. *Bull. Soc. Bot. France*, XXII, 285-290, 1875.
- FLAKSBERGER (K. A.), ANTROPOVI (W. J.), BAHTEEFF (F. H.) et MORDVINKINA (A. J.). — Détermination des vraies céréales : Blé, Seigle, Orge et Avoine, sous la direction du P^r K. A. FLAKSBERGER, 1939 (en russe). (Traduction ROUSSINE revue par CHEVALIER, Montpellier, 1953).
- FAVORSKY (N. V.). — (On the reduction division in the hybrid of *Secale cereale* L. × *Agropyrum cristatum* L. Gaertn. in connection with the question of its sterility). *Social Grain Farming*, Saratov, **5**, 115-125, 1935 (russe, résumé anglais) (cité par STEBBINS Jr and FUNG TING PUN in *Genetics*, **38**, 1953).
- FAVORSKY (N. V.). — Reductive division of F₁ hybrids of some *Aegilops* with *Agropyron intermedium*. *Sotsial Zernov. Khoz.* **6**, 95-101, 1936 (cité par STEBBINS and FUNG TING PUN in *Genetics*, **38**, 1953).
- FOURNIER (P.). — *Les quatre flores de la France*. Paris (Lechevalier), 89-91, 1946.
- GATIN (C. L.). — *Dictionnaire de Botanique*. Paris (Lechevalier), 847 pp., 1924.
- GAUL (E.). — Genomanalytische Untersuchungen bei *Triticum* × *Agropyrum intermedium* unter Berücksichtigung von *Secale cereale* × *A. intermedium*. *Z. für indukt. Abstam. Vererb.*, **85**, 505-546, 1953.

- GODLEY (E. J.). — Variation and cytology in the British *Agropyrons* and their natural hybrids. *Ph. D. dissertation* in the Univ. of Cambridge, 1947.
- GODLEY (E. J.). — Two natural *Agropyron* hybrids occurring in the British Isles. *Ann. of Bot.* new series, **XV**, 535-544, 1951.
- GODRON (A.). — Quelques notes sur la flore de Montpellier. *Extr. Mém. Soc. Emul. du Doubs*, p. 17, 1854.
- GRENIER (Ch.) et GODRON (A.). — *Flore de France*. Paris (Baillière, tome III, 603-609, 1855-1856.
- HARTUNG (E. M.). — Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyrum* and *Elymus*. *Amer. J. Bot.*, **33**, 6, 516-531, 1946.
- HEGI (G.). — *Illustrierte Flora von Mittel Europa*. Munich (Lehmann), 1906.
- HITCHCOCK (A. S.). — *Manual of the Grasses of the United States*. Washington, U. S. D. A., 2nd ed. revised by A. CHASE, *Misc. Publ.* n° 200, 1051 p., 1950.
- HOLDEN (J. W. H.) and MOTA (M.). — Non-synchronised meiosis in binucleate pollen mother cells of an *Avena* hybrid. *Heredity*, **10**, 109-117, 1956.
- HOST (N. T.). — *Icones et descriptiones Graminum Austriacorum*. Vindobonae (Schmidt), vol. I-IV, 1801-1809.
- HOST (N. T.). — *Flora austriaca*. Viennae (Sumptibus Car. Ferd. Beck.), vol. I, 179-183, 1827.
- HUNZIKER (J. H.). — Estudio citogenetico de un hibrido entre *Elymus patagonicus* y *Agropyron agroelymoides* (Gramineae). *Rev. Invest. Agric.*, Buenos-Aires, **7**, 1, 73-79, 1953.
- HUNZIKER (J. H.). — Artificial and natural hybrids in the « Gramineae », Tribe *Hordeae*. VIII. Four hybrids *Agropyron* and *Elymus*. *Amer. J. Bot.*, **42**, 459-467, 1955.
- HUNZIKER (J. H.) y COVAS (G.). — Estudios morfologicos y citogeneticos sobre el hibrido artificial *Agropyron scabrifolium* × *Hordeum hexaploidum*. *Rev. Invest. Agric.* IX, 3, 155-175, 1955.
- HUSNOT (T.). — *Graminées*. Cahan par Athis, Orne (Ed. T. Husnot), 81-83, 1896-1899.
- JOHNSON (L. P. V.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. III. Crossing technique. *Canad. J. Res. C*, **15**, 511-519, 1937.
- JOHNSON (L. P. V.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. IV. Further crossing results and studies of the F₁ hybrids. *Canad. J. Res. C*, **16**, 417-444, 1938.
- JOHNSON (L. P. V.), McLENNAN (H. A.) and ARMSTRONG (J. M.). — Fertility and morphological characters in *Triticum-Agropyron* hybrids. *Genetics*, **24**, 91-92, 1939.
- JONARD (P.). — *Essai de classification des Blés tendres cultivés en France*. Paris (Imprimerie Nationale), Monographies publiées par le C. N. R. A., n° 3, 264 p., 1936.
- JONARD (P.). — *Les Blés tendres cultivés en France*. Paris (Inst. Nat. Rech. Agron.), 491 p., 1951.
- KARPENCHENKO (C. D.). — (Les nouvelles données sur l'hybridation entre l'*Aegilops* et les Blés) (en russe). *Bull. appl. Bot. and Plant Breed.* XVII, n° 4, 343-350, 1927.
- KHIJNYAK (V. A.). — (A cytogenetical study of *Triticum* × *Agropyron* hybrids and the method of breeding perennial wheats). Preliminary communication (en russe). *Azovo-Chernomorskii Selekt. Trudy* n° 1, 25-30, 1936 (résumé dans *Plant Breed. Abstracts*, **7** (951), 302-303, 1937).
- KHIJNYAK (V. A.). — Wheat-quitch amphidiploids. *C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS*, XVII, 9, 489-490, 1937.
- KHIJNYAK (V. A.). — Formbildung bei Weizen-Queckenbastarden. *Bull. Acad. Sci. URSS, Série Biol.*, **3**, p. 597, 1938 (résumé dans *Der Züchter* II, p. 211, 1939).
- KIHARA (H.). — Origin of wheat. *Wheat Inform. Service*, Kyoto, Japan, n° 1, 36-41, 1954.

- KIHARA (H.). — Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* based on the analyser-method. *Cytologia*, **19**, 336-357, 1954.
- KIHARA (H.) and LILIENFELD (F.). — A new synthesised 6 x wheat. *Proc. 8th Intern. Genet. Congress*, Stockholm, 307-319, 1949.
- KOSTOFF (D.). — Evolutionary significance of chromosome length and chromosome number in plants. *Biodynamica* **51**, 1-14, 1939 (cité par ARMSTRONG in *Sci. Agric.*, **24**, 1944).
- KOSTOFF (D.). — Das Verhalten der Chromosomen in Weizenbastarden IV. Die natürlichen Gattungsbastarde *Triticum Timopheevi* × *Agropyrum repens*. *Züchter*, **13**, 269-272, 1941.
- KOSTOFF (D.). — Wheat phylesis and wheat breeding from a cytogenetic point of view. *Bibl. Genet.* XIII, 2, 149-224, 1941.
- LA COUR (L. F.). — Improvements in everyday technique in plant cytology. *J. Roy. Microscop. Soc.* series III, 51, 119-126, 1931.
- LA COUR (L. F.). — Acetic-orcein : a new stain-fixative for chromosomes. *Stain Techn.*, **16**, 169-174, 1941.
- LA COUR (L. F.). — Improvements in plant cytological technique. II. *Bot. Rev.*, **13**, n° 4, 216-240, 1947.
- LA COUR (L. F.). — Nuclear differentiation in the pollen grain. *Heredity*, **3**, 3, 319-337, 1949.
- LAMARK (J. B.). — *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. Paris (Panckoucke), 1^{re} livraison. Botanique, p. 212, 1791.
- LEVAN (A.). — The effect of colchicine on root mitoses in *Allium*. *Hereditas*, **24**, 471-486, 1938.
- LEVAN (A.). — Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. *Hereditas*, **28**, 177-211, 1942.
- LILIENFELD (F.). — Genome analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X. Concluding review. *Cytologia*, **16**, 101-123, 1951.
- LILIENFELD (F.) und KIHARA (H.). — Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum Timopheevi* Zhuk. *Cytologia*, **6**, 87-122, 1934.
- LINNE (C.). — *Species Plantarum*. 1^{re} édition, p. 86, 1753. 2^e édition, p. 129, 1763.
- LJUBIMOVA (V.). — (Rye-*Agropyron* hybrids). In TZITZIN N. V. (ed.). *Problema pshenno-pyreinykh gibridov* : 211-223. Moskow, Ogiz-selkhozgiz, 1937 (en russe) (cité par STEBBINS and FUNG TING PUN in *Genetics*, **38**, 1953).
- LOVE (R. M.). — Occurrence of haploid pollen mother cells in a *vulgare* wheat. *Nature*, **138**, 589-590, 1936.
- LOVE (R. M.). — Somatic variation of chromosome numbers in hybrid wheats. *Genetics*, **23**, 517-522, 1938.
- LOVE (R. M.) and SUNESON (C. A.). — Cytogenetics of certain *Triticum-Agropyron* hybrids and their fertile derivatives. *Amer. J. Bot.*, **32**, 451-456-1945.
- MACFADDEN (E. S.) and SEARS (E. R.). — The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *J. Hered.* **37**, 3, 81-89 et 4, 107-116, 1946.
- MARSHALL (H. G.) and SCHMIDT (J. W.). — A study of the meiotic stability of certain *Agrotricum* hybrids. *Agron. J.* **46**, 8, 383-388, 1954.
- MATSUMURA (S.). — (Genomanalyse bei *Agropyrum*, als verwandter Gattung von *Triticum*. II. Gattungsbastarde zwischen *Triticum* und *Agropyrum*). *Jap. J. Genet.* suppl. **2**, 35-44, 1949 (japonais, résumé allemand).
- MATSUMURA (S.) and MURAMATSU (M.). — F₁ hybrids between three species of *Triticum* and *Agropyrum intermedium*. *Wheat Inform. Service*, **4**, 13-14, 1956.
- MATSUMURA (S.) and SAKAMOTO (S.). — Karyotypes of diploid *Agropyron* species. *Wheat Inform. Service*, **2**, p. 19, 1955.
- MCGINNIS (R. C.) and UNRAU (J.). — A study of meiosis in a haploid of *Triticum vulgare* Vill. and its progenies. *Canad. J. Bot.* **XXX**, 1, 40-49, 1952.
- MEYER (J. R.). — Colchicine-Feulgen leaf smears. *Stain Techn.*, **18**, 53-56, 1943.

- MEYER (J. R.). — Prefixing with paradichlorobenzene to facilitate chromosome study. *Stain Techn.*, **20**, 121-125, 1945.
- MOWERY. — Development of the pollen grain and the embryo sac of *Agropyron repens*. *Bull. Torrey Bot. Club*, **56**, 319-324, 1929.
- MURAMATSU (M.). — A hybrid between autotetraploid *T. aegilopoides* and *Agropyrum intermedium*. *Wheat Inform. Service* **2**, 19-20, 1955.
- MURAMATSU (M.) and SAKAMOTO (S.). — F_1 hybrids between three species of *Aegilops* and *Agropyrum intermedium*. *Wheat Inform. Service*, **4**, 14-15, 1956.
- NEVSKI (S. A.). — Agrostologische Studien. IV. Über das System der Tribe *Hordeae* Benth. *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS* série I, **1**, 1-32, 1933 (russe, résumé allemand).
- NEVSKI (S. A.). — *Hordeae* Benth. in Komarov Flora URSS, **II**, 590-728, 1934.
- NEVSKI (S. A.). — Schedae ad Herbarium florae Asiae Mediae. *Acta Univ. Asiae Mediae*, séries VIII, C, Botanica, fasc. **17** (fasc. XXI-XXIII, 1-94) Taschkent 1934.
- NIELSEN (E. L.) and HUMPHREY (L. M.). — Grass studies. I. Chromosome numbers in certain members of the tribes *Festuceae*, *Hordeae*, *Aveneae*, *Agrostideae*, *Chlorideae*, *Phalarideae* and *Tripsaceae*. *Amer. J. Bot.* **24**, 276-279, 1950.
- OHLENDORF (A.). — *Triticum-Agropyrum* bastarde. *DLG-Nachr. Pflanzenz.* 95-101, 1950.
- OHLENDORF (A.). — Zytologische Untersuchungen an Weizen-Quecken-Bastarden. *Der Züchter* **XXII**, 1/2, 34-58, 1952.
- OHLENDORF (A.). — Weitere cytologische Untersuchungen an Weizen-Quecken-Bastarden. *Der Züchter*, **25**, 11/12, 331-351, 1955.
- OHLENDORF (A.) y RUDOLF (Y. W.). — Hibridacion entre *Triticum aestivum* y *Agropyrum intermedium*. *Genetica Iberica*, **II**, 4, 287-294, 1950.
- O'MARA (J. G.). — Observations on the immediate effects of colchicine. *J. Heredity*, **30**, 35-37, 1939.
- O'MARA (J. G.). — Acetic acid methods for chromosome studies at prophase and metaphase in meristems. *Stain Techn.*, **23**, 4, 201-204, 1948.
- OSTERGREN (G.). — On the morphology of *Agropyron junceum* (L.) P. B., *A. repens* (L.) P. B. and their spontaneous hybrids. *Botaniska Notiser*, 133-143, 1940.
- OSTERGREN (G.). — Cytology of *Agropyrum junceum*, *A. repens* and their spontaneous hybrids. *Hereditas* **XXVI**, 305-316, 1940.
- OSTERGREN (G.). — A hybrid between *Triticum turgidum* and *Agropyrum junceum*. *Hereditas*, **XXVI**, 395-398, 1940.
- OSTERGREN (G.) and LEVAN (A.). — The connection between c-mitotic activity and water solubility in some monocyclic compounds. *Hereditas*, **XXIX**, 496-498, 1943.
- PALISOT DE BEAUVOIS (A.-M., F.-J.). — *Essai d'une nouvelle agrostographie ou nouveaux genres des Graminées*. Paris (chez l'auteur), 182 p., 25 planches, 1812.
- PARDI (L.). — II numero dei cromosomi dell' *Agropyrum junceum* P. B. del litorale atlantico e del litorale mediterraneo. *Nuovo Giorn. Botan. Ital.* n. s. **44**, 4, 1937.
- PERSON (C.). — An analytical study of chromosome behavior in a wheat haploid. *Canad. J. Bot.*, **33**, 1, 11-30, 1955.
- PERSOON (C. H.). — *Synopsis plantarum*. Parisiis Lutetiorum (apud C. F. Cramerum) tome I, p. 109, 1805.
- PETO (F. H.). — Chromosome numbers in the *Agropyrons*. *Nature* **CXXIV**, 181-182, 1929.
- PETO (F. H.). — Cytological studies in the genus *Agropyron*. *Canad. J. Res.*, **3**, 428-448, 1930.
- PETO (F. H.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. II. Cytology of the male parents and F_1 generation. *Canad. J. Res. C*, **14**, 203-214, 1936.

- PETO (F. H.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. V. Doubling the chromosome number in *T. vulgare* and F_1 of *T. vulgare* $\times$ *A. glaucum* by treatments. *Canad. J. Res. C.*, **16**, 516-529, 1938.
- PETO (F. H.). — Chromosome doubling induced by temperature shocks in hybrid zygotes of *Triticum vulgare* pollinated with *Agropyron glaucum*. *Genetics*, **24**, 1, p. 93, 1939.
- PETO (F. H.). — Fertility and meiotic behaviour in F_1 and F_2 generations of *Triticum-Agropyron* hybrids. *Genetics*, **24**, 1, p. 93, 1939.
- PETO (F. H.). — Cytology of *Triticum-Agropyron* backcrosses. *Proc. 7th Intern. Genet. Congress Edinburgh* 235-236, 1939.
- PETO (F. H.) and BOYES (J. W.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. VI. Induced fertility in vernal Emmer $\times$ *A. glaucum*. *Canad. J. Res.*, **C**, **18**, 230-239, 1940.
- PETO (F. H.) and YOUNG (G. A.). — Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. VII. New fertile amphidiploids. *Canad. J. Res. C*, **20**, 123-129, 1942.
- POPE (W. K.). — Comparative cytology of colchicine-induced and open pollinated derivatives of hybrids of *Agropyron trichophorum* with *Triticum durum*, *T. Timopheevi* and *T. macha*. *Report of the 5th Western Wheat Conf. U. S. D. A. Bur. Plant. Ind. Washington*, p. 82, 1950, (résumé dans *Plant Breed. Abstracts XXI*, p. 76, 1951).
- POPE (W. K.) and LOVE (M. R.). — Comparative cytology of colchicine induced amphidiploids of interspecific hybrids : *Agropyron trichophorum* $\times$ *Triticum durum*, *T. Timopheevi* and *T. macha*. *Hilgardia XXI*, **15**, 411-426, 1952.
- POPOWA (G. I.). — Cytologische Untersuchung eines neuen Bastardes *Triticum Timopheevi* $\times$ *A. elongatum*. *Cytologia*, **9**, 495-498, 1939.
- PRAT (H.). — L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 10^e série, **XIV**, 117-324, 1931.
- RAUNKIAER (C.). — Om danske *Agropyrum* Arte. Isoreagent studier II *Botanisk. Tidsskrift*, **39**, 329-347, 1927.
- REICHENBACH (L.). — *Agrostographia germanica sistens Icones Graminearum et Cyperoidearum*. Leipzig (Hofmeister) I et II, 1850.
- ROLLEN (A.). — Essais de coloration de préparations par l'orcéine acétique. *Bull. Soc. Bot.*, **96**, 105-106, 1949.
- ROLLEN (A.). — Rôle de l'acide chlorhydrique dans les colorations par l'orcéine acétique. *Bull. Soc. Bot.*, **96**, 110-111, 1949.
- ROUY (G.). — *Flore de France*. Paris (Deyrolle) tome XIV, 312-317, 1913.
- ROUY (G.). — *Conspectus de la Flore de France*. Paris (Lechevalier), p. 295, 1927.
- SACHS (L.). — Chromosome mosaics in experimental amphidiploids in the *Triticinae*. *Heredity*, **VI**, **2**, 157-170, 1952.
- SACHS (L.). — Chromosome behaviour in species hybrids with *Triticum Timopheevi*. *Heredity VII*, **1**, 49-58, 1953.
- SAKAMURA (T.). — Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum* Arten. *Bot. Maga. Tokyo* **32**, 151-154, 1918 (cité par McFADDEN et SEARS in *J. Heredity* **37**, 1946).
- SAPEHIN (A. A.). — Cytological investigations of *Triticum-Agropyrum* hybrids. *J. Bot. URSS* **20**, 119-125, 1935 (résumé dans *Plant Breed. Abstracts*, **6**, p. 43, 1935).
- SARKAR (P.). — A karyomorphological study on the genus *Eremopyrum*. *Wheat Inform. Service* **2**, 17-19, 1955.
- SARKAR (P.) and STEBBINS (G. L.). — Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. *Amer. J. Bot.*, **43**, 4, 297-304, 1956.
- SAX (K.). — Chromosome relationships in wheat. *Science n. s.*, **54**, 413-415, 1921.
- SCHNEIDERMAN (J.). — (Sélection des hybrides de Blé et de chiendent). Extrait du C. R. scientifique de l'Inst. de culture des céréales dans le Nord-Est de l'URSS (traduit du russe, transmis en 1947).

- SCHRIMPF (K.). — Ein Beitrag zur Phylogenie und Systematik der Gattung *Triticum*. *Z. Pflanzenzücht.* XXXI, 42-71, 1951.
- SCHULZ (A.). — *Die Geschichte der kultivierten Getreide*. Halle (Nebert) 1913 (cité par McFADDEN et SEARS in *J. of Heredity* 1946).
- SEARS (E. R.). — Amphidiploids in the seven chromosomes *Triticinae*. *Missouri Agric. Exp. Sta. res. bull.* 336, 46 p., 1941.
- SEARS (E. R.). — Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the *Triticinae*. *Missouri Agric. Exp. Sta. res. bull.* 337, 20 p., 1941.
- SEARS (E. R.). — The cytology and genetics of the wheats and their relatives. *Advances in Genetics* II, 239-270, 1948.
- SHARMA (A. K.) and BHATTACHARYA (N. K.). — An investigation on the possibilities of the use of phenols in chromosome analysis. *Genetica*, 28, 1/2, 121-142, 1956.
- SIMONET (M.). — Sur la valeur taxinomique de l'*Agropyrum acutum* Roehm. et S. Contrôle cytologique. *Bull. Soc. Bot. France* LXXXI, 801-814, 1934.
- SIMONET (M.). — Contributions à l'étude cytologique et génétique de quelques *Agropyrum*. *C. R. Acad. Sci. CCI*, p. 1210, 1935.
- SIMONET (M.). — Observations sur quelques espèces et hybrides d'*Agropyrum*. I. Revision de l'*Agropyrum junceum* (L.) P. B. et de l'*Agropyrum elongatum* (Host) P. B. d'après l'étude cytologique. *Bull. Soc. Bot. France* LXXXII, 624-632, 1935.
- SIMONET (M.). — Etude cytologique d'un hybride naturel intergénérique d'*Hordeum* et d'*Agropyrum* : $\times$ *Hordeopyrum* Rouxi Nob. *C. R. Acad. Sci. CCXXVII*, 1755-1757, 1953.
- SIMONET (M.) et CHESNEAUX (M. T.). — Etude cytogénétique de deux céréales haploïdes. *C. R. Acad. Sci.* tome, 238, 147-149, 1954.
- SIMONET (M.) et CHOPINET (R.). — Contribution à l'étude descriptive d'un hybride méditerranéen de Graminées : $\times$ *Hordeopyrum* Rouxi (*Hordeum secalinum* $\times$ *T. repens* var. *littorale*). 79^e Congrès des Sociétés savantes, 211-216, 1954.
- SIMONET (M.), DOMMERGUES (P.) et L'ANGLADE (C.). — Sur l'obtention d'un engrain tétraploïde (*T. monococcum* L. var. *flavescens* Körn) après traitement colchicinique. 68^e Congrès Assoc. Franc. Avancement Sci. Clermont-Ferrand, 128-129, 1949.
- SIMONET (M.) et GUINOCHET (M.). — Observations sur quelques espèces et hybrides d'*Agropyrum*. II. Sur la répartition géographique des races cytologiques de l'*Agropyrum junceum* (L.) P. B. *Bull. Soc. Bot. France* 85, 175-179, 1938.
- SIPKOV (T. P.). — Une contribution à la cytologie des hybrides *Agropyrum-Triticum*. *Bull. appl. Bot. et Plant Breed.* série II, n° 9, 359-360, 1936 (en russe).
- SMITH (D. C.). — Intergeneric hybridization of cereals and other grasses. *J. Agric. Res.*, 64, 1, 33-47, 1942.
- SMITH (D. C.). — Intergeneric hybridization of *Triticum* and other grasses, principally *Agropyron*. *J. Heredity*, 34, 7, 219-224, 1943.
- SMITH (L.). — Cytogenetics of a factor for multiploid sporocytes in barley. *Amer. J. Bot.*, 29, 451-456, 1942.
- STEBBINS (G. L. jr). — Type of polyploids : their classification and significance. *Advances in Genetics* I, 403-429, 1947.
- STEBBINS (G. L. jr). — *Variation and evolution in plants*. New York (Columbia Univ. Press), 2^e éd., 643 pp., 1951.
- STEBBINS (G. L.) and FUNG TING PUN. — Artificial and natural hybrids in the *Gramineae*, tribe *Hordeae*. V. Diploid hybrids of *Agropyron*. *Amer. J. Bot.*, XL, 6, 444-449, 1953.
- STEBBINS (G. L.) and FUNG TING PUN. — Artificial and natural hybrids in the *Gramineae*, tribe *Hordeae*. VI. Chromosome pairing in *Secale cereale* $\times$ *Agropyrum intermedium* and the problem of genome homologies in the *Triticinae*. *Genetics*, 38, 600-608, 1953.

- STEBBINS (G. L.) and SINGH (R.). — Ibidem. IV. Two triploid hybrids of *Agropyron* and *Elymus*. *Amer. J. Bot.*, **37**, 5, 388-393, 1950.
- STEBBINS (G. L.) and SNYDER (L. A.). — Ibidem. IX. Hybrids between western and eastern north american species. *Amer. J. Bot.*, **43**, 4, 305-312, 1956.
- STEBBINS (G. L.) and VAARAMA (A.). — Ibidem. VII. Hybrids and allopolyploids between *Elymus glaucus* and *Sitanion* spp. *Genetics*, **39**, 3, 378-395, 1954.
- STEBBINS (G. L.), VALENCIA (J. I.) and VALENCIA (R. M.). — Ibidem. I. *Elymus*, *Sitanion* and *Agropyron*. *Amer. J. Bot.*, **33**, 5, 338-351, 1946.
- STEBBINS (G. L.), VALENCIA (J. I.) and VALENCIA (R. M.). — Ibidem. II. *Agropyron*, *Elymus* and *Hordeum*. *Amer. J. Bot.*, **33**, 7, 579-586, 1946.
- STEBBINS (G. L.) and WALTERS (M. S.). — Ibidem. III. Hybrids involving *Elymus condensatus* and *Elymus triticoides*. *Amer. J. Bot.*, **36**, 3, 291-301, 1949.
- STOLZE (K. V.). — Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nobst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und Chromosomengröße in Pflanzenreich. *Bibliotheca Genetica* 8, 1-71, 1925 (cité par OSTERGREN in *Hereditas*, **26**, 1940).
- SUNESON (C. A.) and POPE (W. K.). — Progress with *Triticum* × *Agropyron* crosses in California. *J. Amer. Soc. Agron.*, **38**, 956-963, 1946.
- TOMASI (J. A. de). — Improving the technic of the Feulgen stain. *Stain Techn.*, **11**, 137-144, 1936.
- THOMPSON (D. L.) and GRAFIUS (J. E.). — Cytological observations of the F₁ and two backcross generations of *Triticum vulgare* × *Agropyron trichophorum*. *Agron. J.*, **42**, 6, 298-303, 1950.
- TJIO (J. H.) and LEVAN (A.). — The use of oxyquinoline in chromosome analysis (with an appendix by STALFELT M. B.). The effect of oxyquinoline on protoplasmic viscosity. *Ann. Est. Exp. Aula Dei*, II, 1, 21-64, 1950.
- TJIO (J. H.) and LEVAN (A.). — Some experiences with acetic orcein in animal chromosomes. *Ann. Est. Exp. Aula Dei*, **3**, 225-228, 1954.
- TOMETORP (G.). — Cytological studies on haploid *Hordeum distichum* *Hereditas*, **25**, 241-254, 1939.
- TZITZIN (N. V.). — (*Problems of winter and perennial wheat*). Moscow (Selkhozgiz), 101 pp., 1935 (russe, résumé anglais).
- TZITZIN (N. V.). — (*The problem of perennial wheat*). *Selekt. i. Semen*, 2, 21-27, 1936 (en russe) (résumé dans *Plant Breed. Abstracts*, **7**, p. 184, 1937).
- TZITZIN (N. V.). — (*The problem of Triticum-Agropyrum hybrids*). Ogiz Selkhozgiz, 235 pp. 1937 (en russe) (résumé dans *Plant Breed. Abstracts*, **9**, 47-50, 1939).
- VAKAR (B. A.). — Bastarde zwischen Arten der Gattung *Triticum* und Arten der Gattung *Agropyrum*. *Der Züchter*, **6**, 211-215, 1934.
- VAKAR (B. A.). — Cytologische Untersuchung der ersten Generation der Weizen-Queckengrasbastarde. *Der Züchter*, **7**, 199-206, 1935.
- VAKAR (B. A.). — (*Cytological analysis of Triticum × Agropyron hybrids*). Omsk (Ogiz), 31 pp., 1935 (russe, résumé anglais).
- VAKAR (B. A.). — (*Cytology of Triticum-Agropyron hybrids*) Omsk, (Ogiz), 64 pp., 1935 (russe, résumé anglais).
- VAKAR (B. A.). — Zytologische Analyse der Weizen-Agropyrum Bastarde. *Sibirischeswissenschaftl. Inst. für Getreidewirtschaft*, Omsk S. 3-30, 1935 (résumé dans *Resumptio Genetica*, **X**, 4, 165-166, 1936).
- VAKAR (B. A.). — (*Triticum-Agropyrum hybrids. A cytogenetical investigation.*) *Bull. appl. Bot. et Plant Breed.* series II, 8, 121-161, 1935 (russe, résumé anglais p. 200-204).
- VAKAR (B. A.). — Cytologische Untersuchung über F₁ der Weizen-Queckengrasbastarde. *Cytologia*, **7**, 293-312, 1936.
- VERUSCHKINE (S. M.). — (On the way towards perennial wheat : *Triticum* × *Agropyrum* hybrids). *Social Zern. Hoz.* n° 4, 77-83, 1935 (russe, résumé dans *Herbage Abstracts*, **6**, 1, p. 32, 1936).

- VERUSCHKINE (S. M.). — (The main trend in the work with *Triticum* X *Agropyron*, hybrids at the Saratov Station). *Select Semensvod.* **8**, 23-35, 1936 (russe, résumé dans *Herbage Abstracts*, **7**, 1, p. 15, 1937).
- VERUSCHKINE (S. M.). — (*Hybridization of Triticum with Agropyron*). Saratov (Ogiz) 32-36, 1935 (russe, résumé dans *Herbage Abstracts*, **7**, 205, 1937).
- VERUSCHKINE (S. M.). — (The main trend in work with *Triticum* X *Agropyron* hybrids at the Saratov Plant Breeding Station). *Pod. Znam. Marx.* n° 7, 154-158, 1936 (russe, résumé dans *Herbage Abstracts*, **7**, p. 206, 1937).
- VERUSCHKINE (S. M.) and SCHECHURDINE (A.). — Hybrids between wheat and couch grass. *J. Heredity*, **24**, 328-335, 1933.
- VILLAX (E.) and MOTA (M.). — Behaviour of a *Triticum* X *Secale* hybrid under the action of colchicine. *Nature*, **172**, 412-413, 1953.
- WADDINGTON (C. H.). — *An introduction to modern genetics*. London (G. Allen and Unwin Ltd), 441 p., 160 fig., 1939.
- WHITE (W. J.). — Intergeneric crosses between *Triticum* and *Agropyron*. *Sci. Agric.*, **21**, 198-232, 1940.
- ZHEBRAK (A.). — Synthesis of new species of wheats. *Nature*, **153**, 549-551, 1944.

RÉCAPITULATION DES TABLEAUX CITÉS DANS LE TEXTE

TABLEAU I. — Classification des Blés d'après McFADDEN et SEARS (1946)	14
TABLEAU II. — Clones d' <i>Agropyrum</i> prélevés en France : Résultats de l'analyse chromosomique.....	29
TABLEAU III. — Hybridations entre espèces d' <i>Agropyrum</i>	30
TABLEAU IV. — Tableau synoptique mettant en évidence les synonymies entre les appellations diverses utilisées pour chacune des espèces d' <i>Agropyrum</i> par les principaux auteurs cités	41
TABLEAU V. — Caractères en végétation des principales espèces d' <i>Agropyrum</i>	41
TABLEAU VI. — Caractères de l'épi	41
TABLEAU VII. — Caractères de la glume inférieure	41
TABLEAU VIII. — Caractères des glumelles	41
TABLEAU IX. — Caractères du rachis	42
TABLEAU X. — Étude comparative du comportement en M_1 des différentes espèces d' <i>Agropyrum</i>	49
TABLEAU XI. — Fréquence relative des différents types de bivalents, et nombre de chiasmata observés chez les différentes espèces d' <i>Agropyrum</i>	50
TABLEAU XII. — Fréquence relative des différents types de quadrivalents observés chez les espèces hexaploïdes et octoploïdes d' <i>Agropyrum</i>	51
TABLEAU XIII. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. campestre</i> $\times$ <i>A. repens</i> , comparé à ses deux parents	59
TABLEAU XIV. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. junceum med.</i> $\times$ <i>A. campestre</i> , comparé à ses deux parents.....	60
TABLEAU XV. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. junceum med.</i> $\times$ <i>A. littorale</i> , comparé à ses deux parents	61
TABLEAU XVI. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. junceum med.</i> $\times$ <i>A. intermedium</i> comparé à ses deux parents	62
TABLEAU XVII. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. campestre</i> $\times$ <i>A. intermedium</i> comparé à ses deux parents.....	63
TABLEAU XVIII. — Caractères de l'hybride F_1 <i>A. intermedium</i> $\times$ <i>A. littorale</i> comparé à ses deux parents	64
TABLEAU XIX. — Étude comparative du comportement en M_1 de quelques hybrides F_1 entre espèces d' <i>Agropyrum</i>	65
TABLEAU XX. — Fréquence relative des différents types de bivalents observés chez les hybrides F_1 entre espèces d' <i>Agropyrum</i>	65
TABLEAU XXI. — Fréquence relative des différents types de trivalents observés chez les hybrides F_1 entre espèces d' <i>Agropyrum</i> ..	66
TABLEAU XXII. — Fréquence relative des différents types de quadrivalents observés chez les hybrides F_1 entre espèces d' <i>Agropyrum</i> .	66
TABLEAU XXIII. — Résultats observés dans l'étude des associations chromosomiques chez les <i>Agropyrum</i> , et valeurs théoriques (Th.) déduites des formules génomiques proposées	73

TABLEAU XXIV. — Croisements effectués entre <i>Triticum</i> et <i>Agropyrum</i> .	77
TABLEAU XXV. — Caractères de l'hybride F_1 <i>T. dicoccum</i> $\times$ <i>A. campestre</i> , comparé à ses deux parents	79
TABLEAU XXVI. — Caractères de l'hybride F_1 <i>T. Timopheevi</i> $\times$ <i>A. campestre</i> comparé à ses deux parents	80
TABLEAU XXVII. — Étude comparative du comportement en M_1 des hybrides F_1 entre des Blés tétraploïdes et <i>A. intermedium</i> ou <i>A. campestre</i>	82
TABLEAU XXVIII. — Étude du comportement méiotique des F_1 entre les Blés tétraploïdes et <i>A. intermedium</i> ou <i>A. campestre</i>	84
TABLEAU XXIX. — Comportements moyens observés en M_1 par différents auteurs chez les F_1 entre <i>A. intermedium</i> (Host.) P. B. ($2n = 42$) et des Blés tétraploïdes ou hexaploïdes,	85
TABLEAU XXX. — Étude du comportement moyen observé en M_1 chez différentes F_1 (<i>T. vulgare</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>) et chez les espèces parentes.	87
TABLEAU XXXI. — Étude du comportement méiotique des F_1 entre <i>T. vulgare</i> et <i>A. intermedium</i> (suite)	88
TABLEAU XXXII. — F_1 (<i>T. vulgare</i> var. Dr. MAZET $\times$ <i>A. intermedium</i>). Méiose. Étude du nombre moyen d'univalents dans plusieurs étamines prélevées simultanément pour chaque plante F_1 et traitées identiquement (1954)	89
TABLEAU XXXIII. — Étude du comportement moyen observé en M_1 chez différentes F_1 <i>T. vulgare</i> $\times$ <i>A. (elongatum 10x)</i>	93
TABLEAU XXXIV. — Étude du comportement méiotique des F_1 <i>T. vulgare</i> $\times$ <i>A. (elongatum 10x)</i> (suite)	93
TABLEAU XXXV. — Résultats du recroisement des F_1 (<i>T. vulgare</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>) par <i>T. vulgare</i>	95
TABLEAU XXXVI. — Constitution du pollen et fertilité chez les plantes F_2 de la R_1 (<i>T. vulgare</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>) $\times$ <i>T. vulgare</i>	96
TABLEAU XXXVII. — Appariements moyens observés chez les descendants amphidiploïdes et F_1 de R_1 de quelques hybrides (<i>Triticum</i> $\times$ <i>Agropyrum</i>)	98
TABLEAU XXXVIII. — Étude du comportement méiotique : 1) Amphidiploïdes issus des F_1 entre <i>T. dicoccum</i> ou <i>T. Timopheevi</i> et <i>A. intermedium</i> . 2) F_1 de R_1 (<i>T. vulgare</i> var. V.27 $\times$ <i>A. intermedium</i>) $\times$ V.27	100
TABLEAU XXXIX. — Obtention des amphidiploïdes par traitement des F_1 à la colchicine	101
TABLEAU XL. — Étude comparative de la fertilité de quelques plantes des deux amphidiploïdes (<i>T. dicoccum</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>) et (<i>T. Timopheevi</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>)	103
TABLEAU XLI. — Fréquence d'apparition des cellules-mères du pollen à nombres réduits chez l'amphidiploïde <i>T. dicoccum</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>	105
TABLEAU XLII. — Étude du comportement méiotique des amphidiploïdes C_2 issus des F_1 (<i>T. vulgare</i> var. Dr. MAZET $\times$ <i>A. intermedium</i>)	108
TABLEAU XLIII. — Étude du comportement des amphidiploïdes C_2 issus des F_1 (<i>T. vulgare</i> var. Dr. MAZET $\times$ <i>A. intermedium</i> (suite))	108
TABLEAU XLIV. — Autosyndèse et allosyndèse chez les F_1 entre <i>Triticum</i> (ou <i>Secale</i>) et <i>Agropyrum</i>	110



PLANCHE 1. — Pièces florales des différentes espèces d'*Agropyrum* étudiées : a) glume inférieure, b) première fleur (face interne). — 1. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. — 2. *A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G. — 3. *A. littorale* (Host) Dum.



PLANCHE I (suite). — 4. *A. campestre* G. G. — 5. *A. repens* (L.) P. B. —
 6. *A. caninum* (L.) P. B. — 7. *A. intermedium* (Host) P. B. — 8. *A. elongatum* (Host) P. B.



PLANCHE 2. — 1. *A. elongatum* (Host) P.B. $2n = 14$ mitose somatique (Feulgen). —
 2. *A. campestre* G.G. $2n = 56$ mitose somatique (Feulgen).

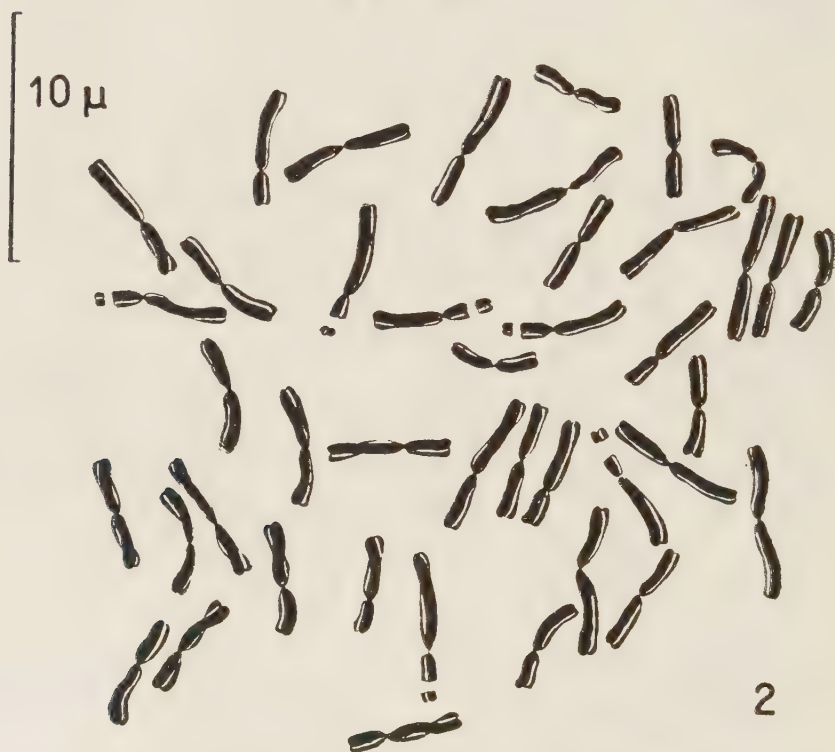


PLANCHE 3. — *A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G. $2n = 28$ mitose somatique (Feulgen). —
 2. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$ mitose somatique (Feulgen).

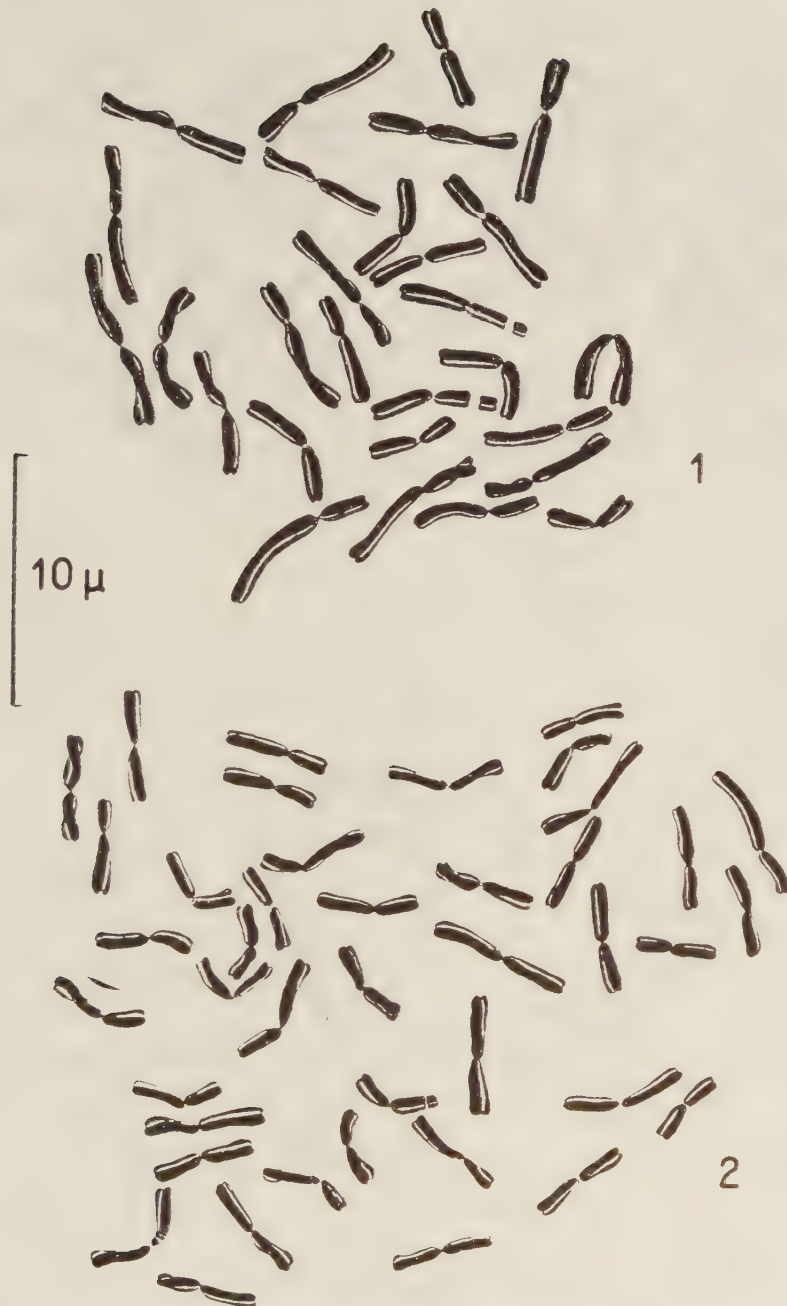


PLANCHE 4. — 1. *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$ mitose somatique (Feulgen). —
2. *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$ mitose somatique (Feulgen).



10 μ



PLANCHE 5. — 1. *A. intermedium* (Host) P. B. $2n = 42$ mitose somatique (Feulgen). —
2. *Eremopyrum triticeum* Jaub. et Spach. $2n = 14$ mitose somatique (Feulgen).

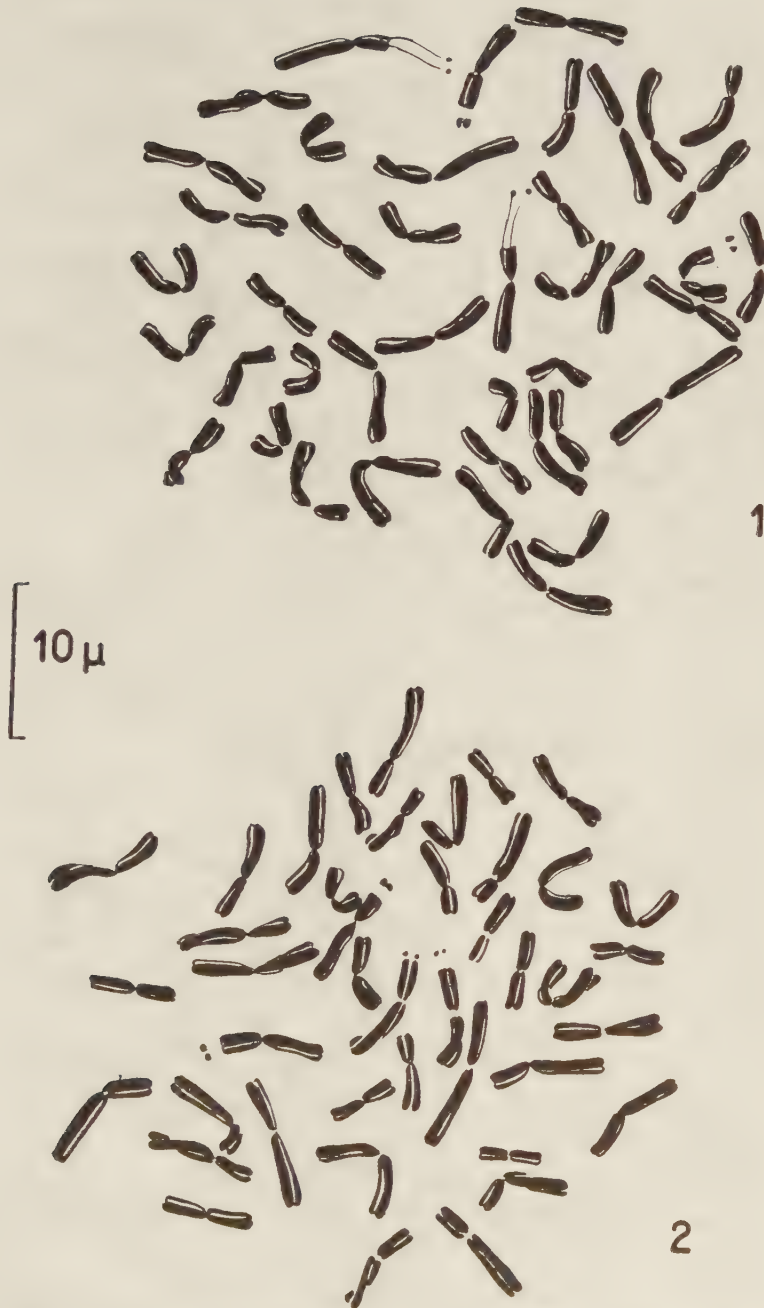


PLANCHE 6. — 1. *A. intermedium* (Host) P. B. $2n = 42$ mitose somatique (orcéine). —
 2. *A. littorale* (Host) Dum. $2n = 42$ mitose somatique (orcéine).

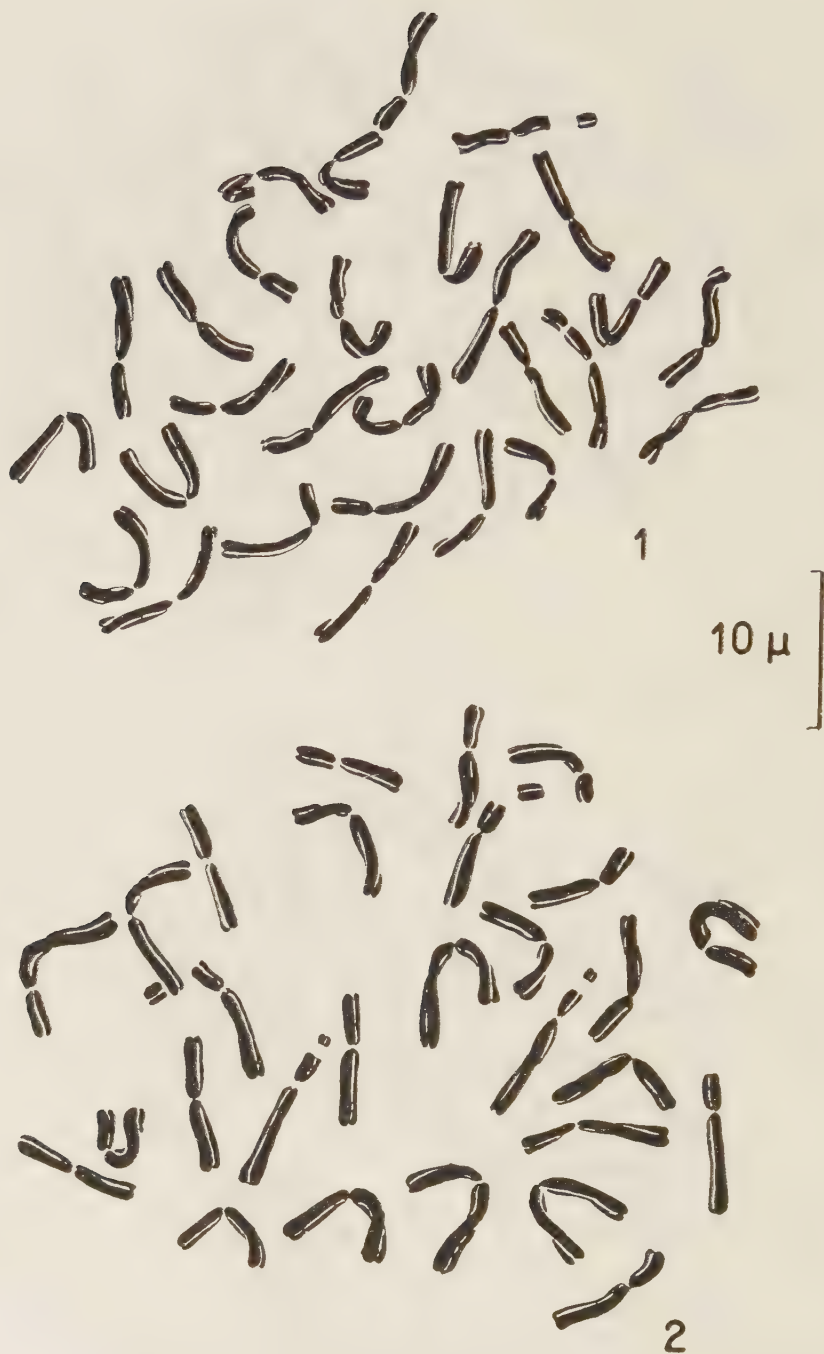


PLANCHE 7. — *A. caninum* (L.) P.B. $2n = 28$ (orcéine). —
 2. *A. punceum boreo-atlanticum* (L.) S.G. $2n = 28$ (orcéine).

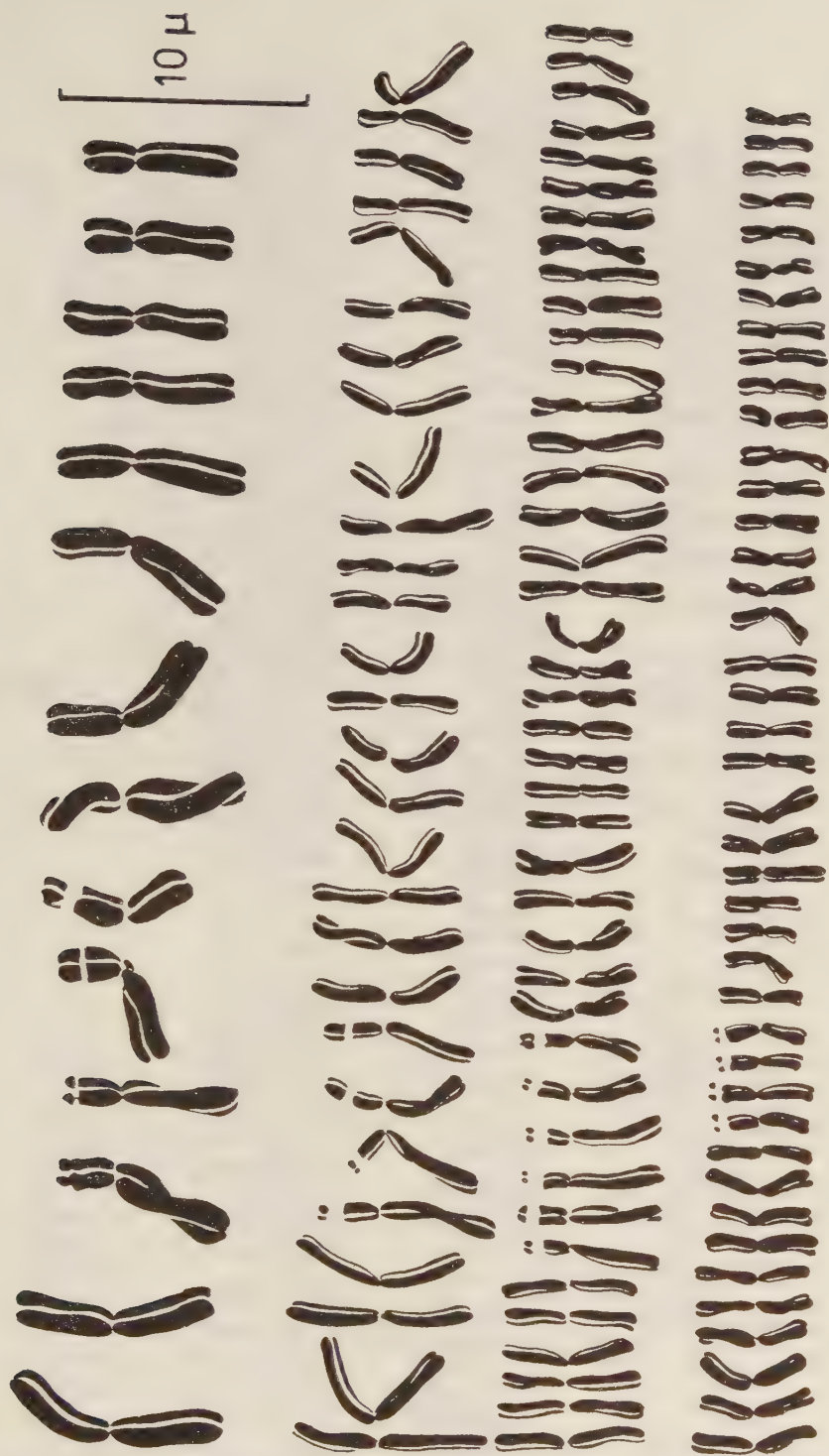


PLANCHE 8. — Caryotypes (Feulgen). — 1. *A. elongatum* (Host) P. B. $2n = 14$. — 2. *A. junceum* boreo-atlanticum (L.) S. G. $2n = 28$. — 3. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$. — 4. *A. intermedium* (Host) P. B. $2n = 42$.

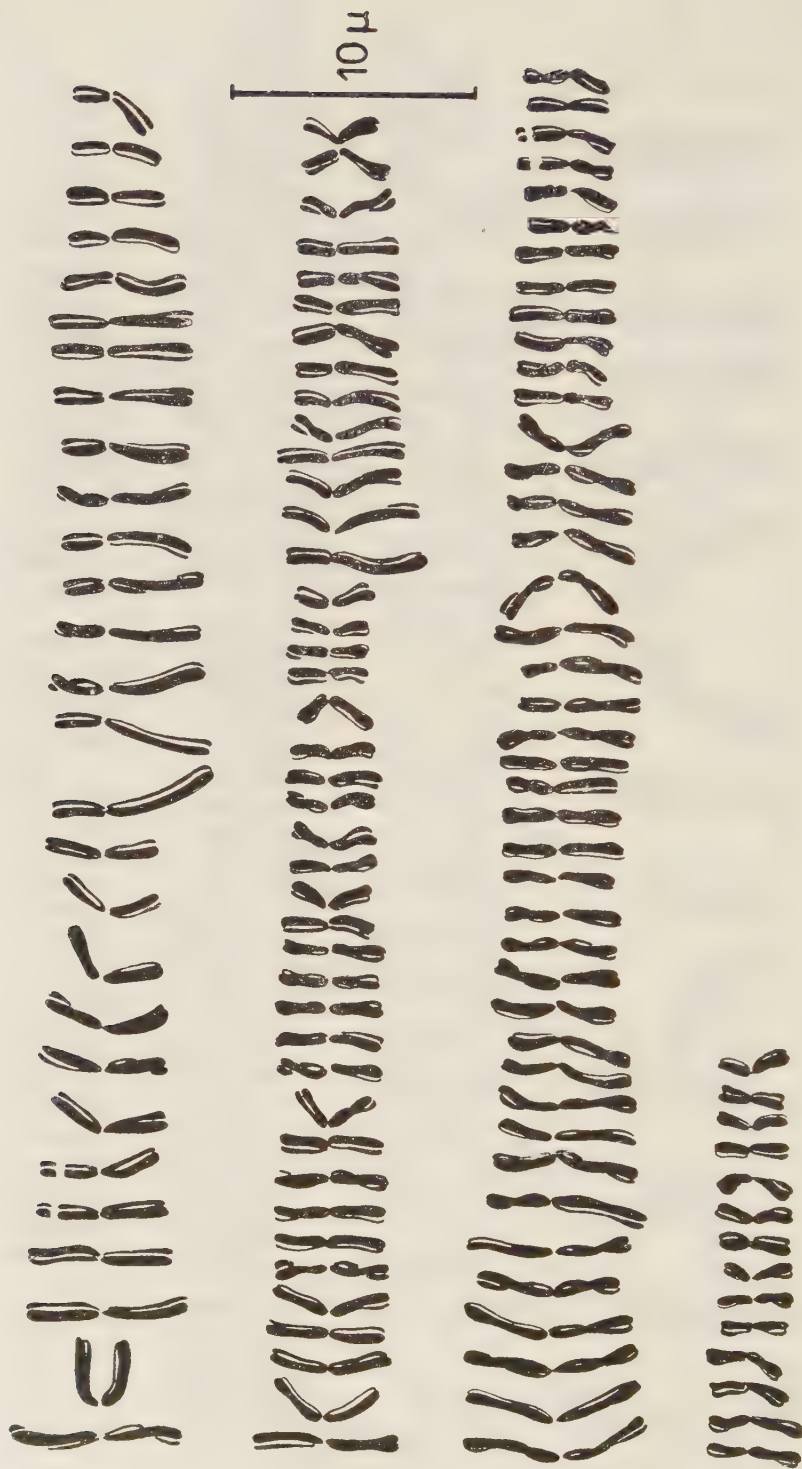


PLANCHE 9. — Caryotypes (Feulgen). — 1. *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$. —
 2. *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$. — 3. *A. campestre* G. G. $2n = 56$.

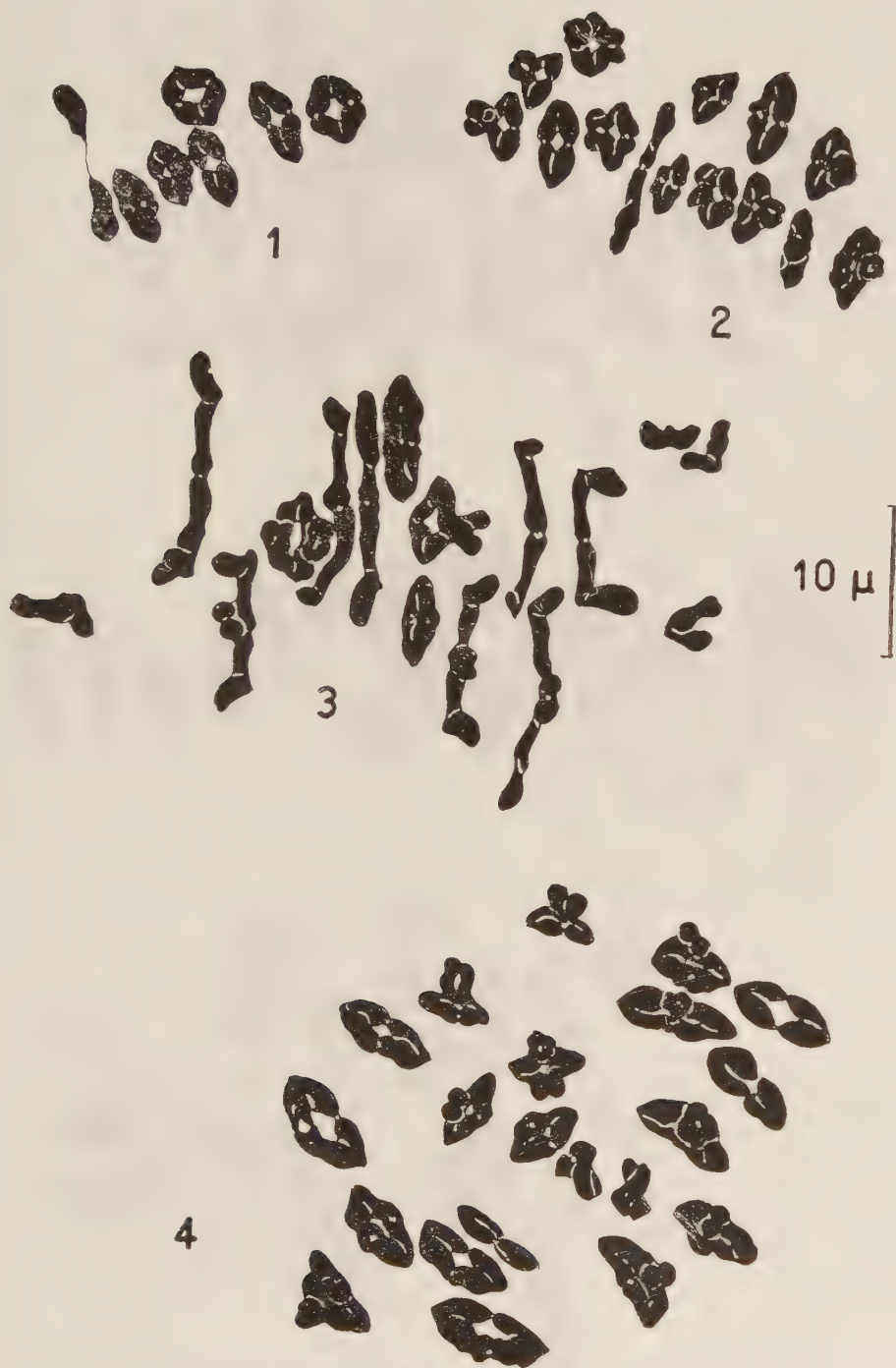


PLANCHE 10. — Méiose : métaphase hétérotypique (acétocarmin). — 1. *A. elongatum* (Host) P. B. $n = 7$ ($6_{IIa} + 1_{IIb}$). — 2. *A. caninum* (L.) P. B. $n = 14$ ($13_{IIa} + 1_{IIb}$). — 3. *A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G. $n = 14$ ($4_{IIa} + 8_{IIb} + 4_{IIc}$). — 4. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $n = 21$ (21_{IIa}).

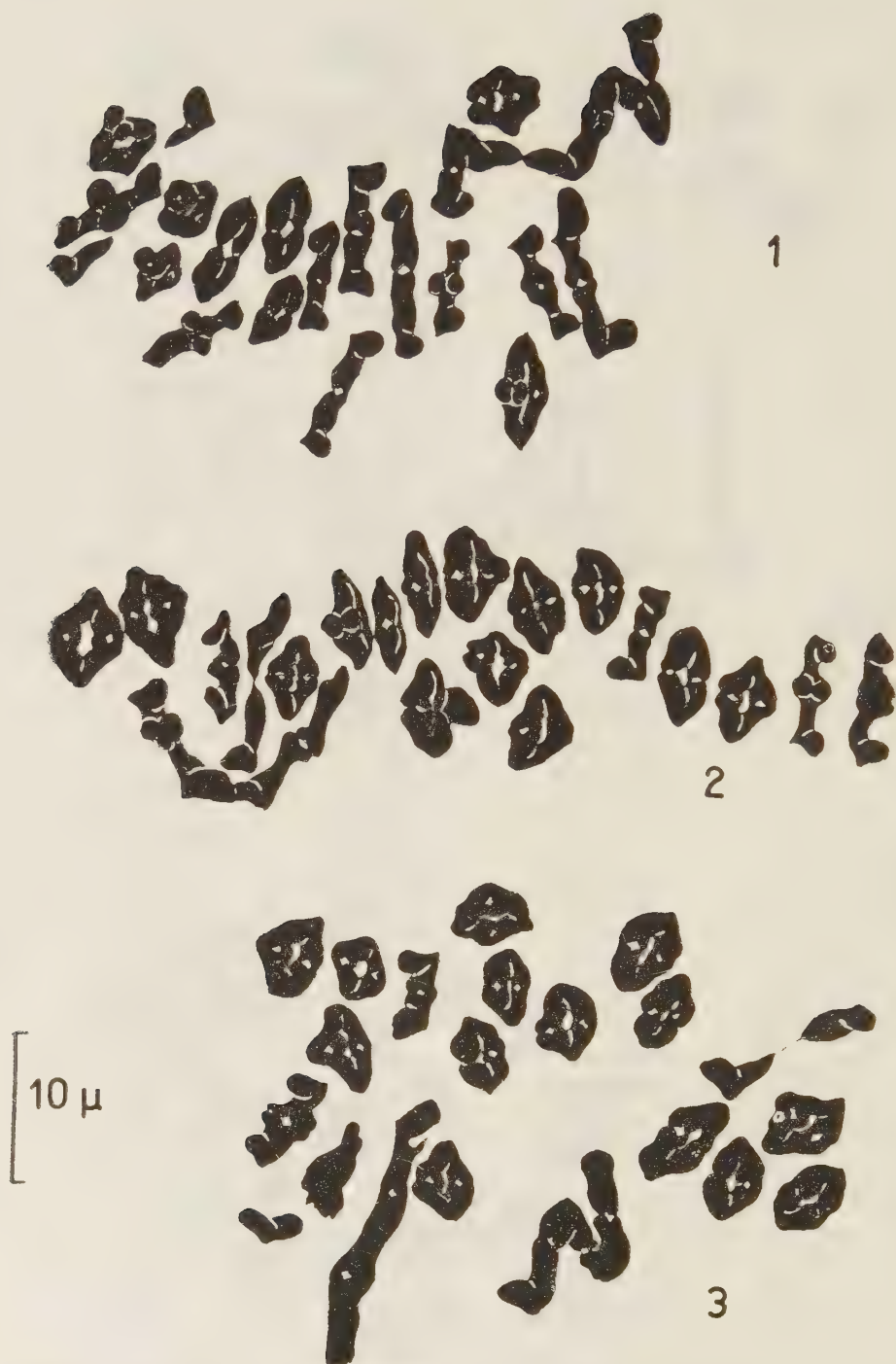


PLANCHE 11. — Méiose : métaphase hétérotypique (acétocarmin). *A. intermedium* (Host) P. B. $n = 21$: trois types d'associations en M_1 . — 1. $8_{IIa} + 10_{IIb} + 1_{VI}$. — 2. $14_{IIa} + 5_{IIb} + 1_{IV}$. — 3. $1_I + 14_{IIa} + 3_{IIb} + 1_{III} + 1_{IV}$.

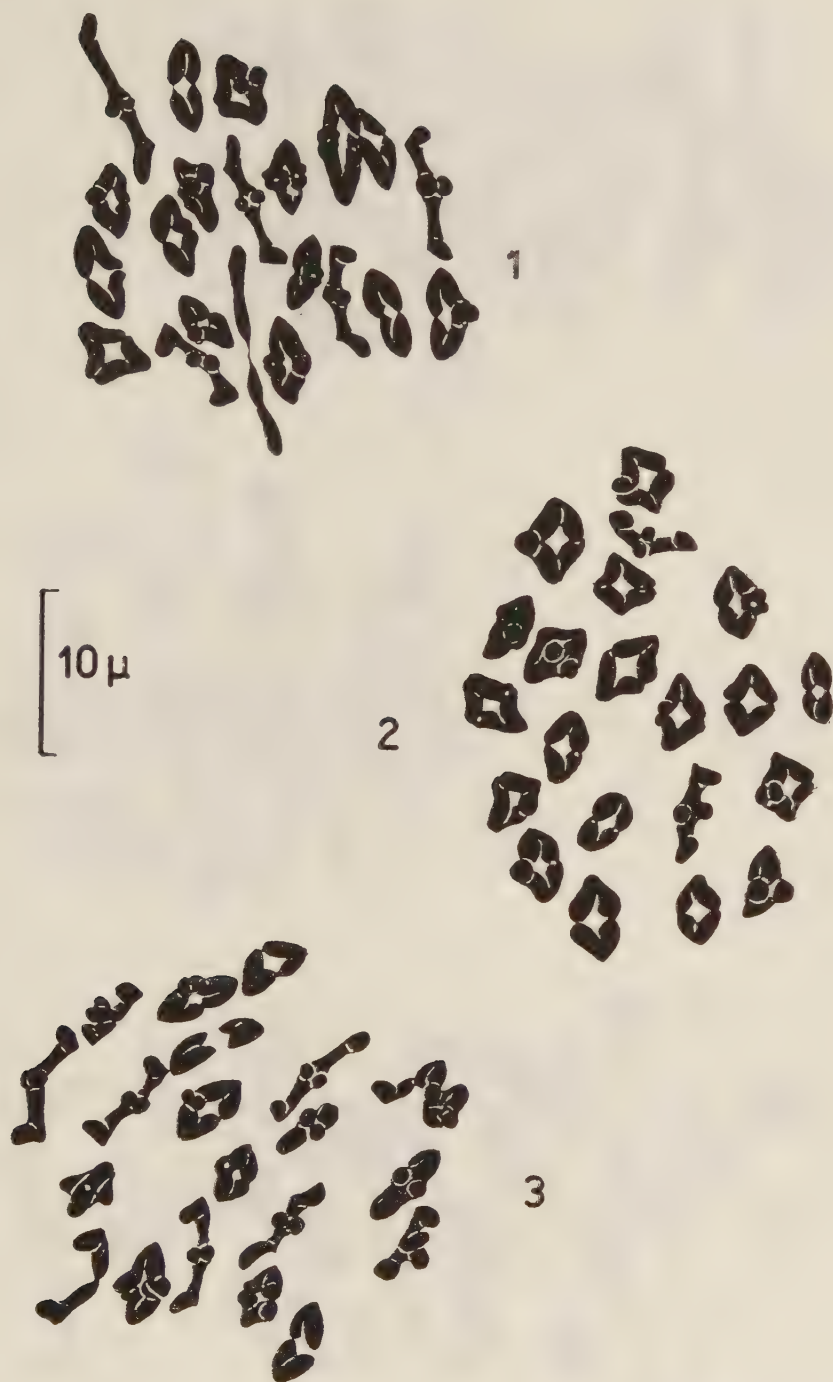


PLANCHE 12. — Méiose : métaphase hétérotypique (acétocarmin). *A. repens* (L.) P. B. $n = 21$: trois types d'associations en M_1 . — 1. $13_{IIa} + 6_{II'd} + 1_{IV}$. — 2. $19_{IIa} + 2_{II'd}$. — 3. $11_{IIa} + 8_{II'd} + 1_{IV}$.

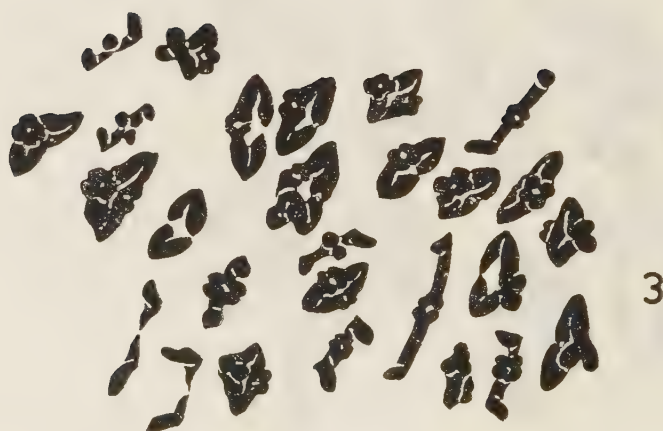
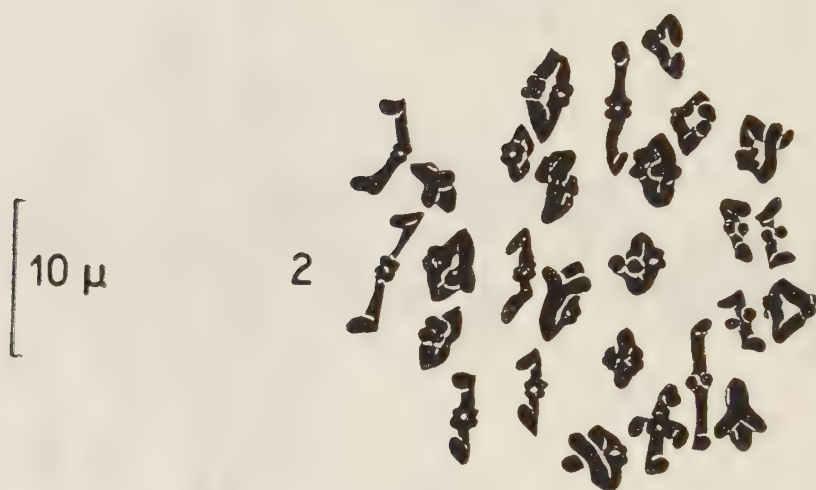
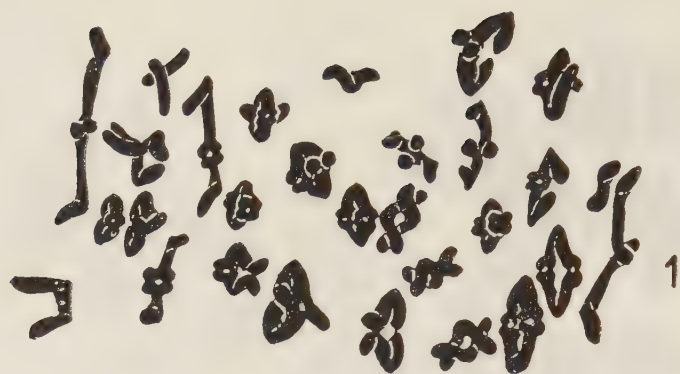
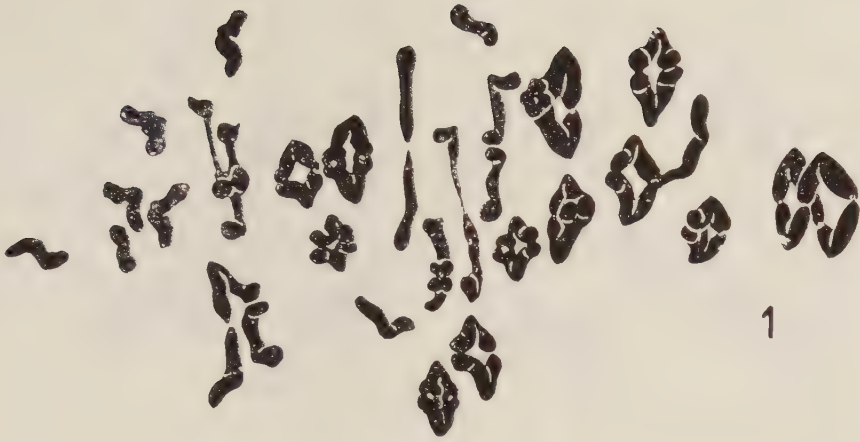
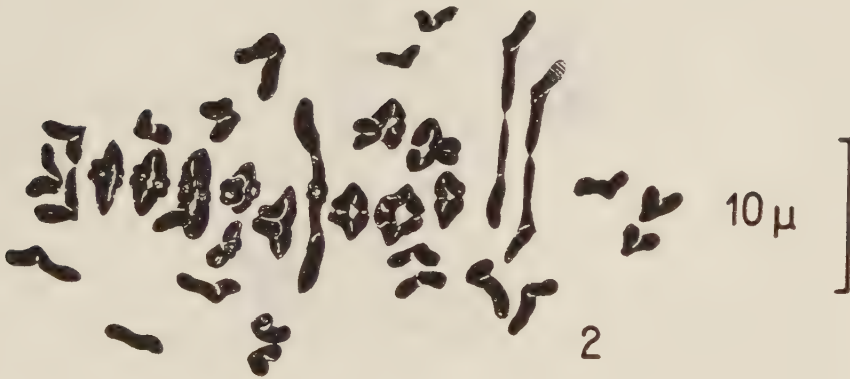


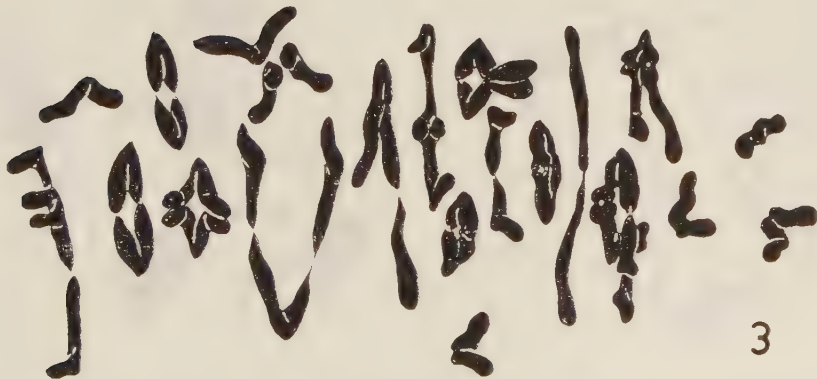
PLANCHE 13. — Méiose : métaphase hétérotypique (acétocarmin) *A. campestris* G. G. $n = 28$: trois types d'associations en M_I . — 3. $16_{IIa} + 10_{IIId} + 1_{IVa}$. — 2. $15_{IIa} + 11_{IIId} + 1_{IVa}$. — 1. $2_I + 18_{IIa} + 9_{IIId}$.



1



2



3

PLANCHE 14. — Méiose : métaphase hétérotypique (acétocarmin). — 1. (*A. junceum med.* × *A. campestre*) $F_1 (n + n') = 49$ $8I + 10IIa + 4IIb + 3III + IV$. — 2. (*A. campestre* × *A. repens*) $F_1 (n + n') = 49$ $18I + (10IIa + 4IIb) + 1III$. — 3. (*A. junceum med.* × *A. intermedium*) $F_1 (n + n') = 42$ $8I + 6IIa + 3IIb + 4III + IV$.



PLANCHE 15. — (*T. vulgare* var. *Vilmorin* 27 × *A. intermedium*) F_1 ($n + n'$) = 43, méiose (acétocarmin). — 1-2-3-4. Ana télophases à différents moments. — 5. « Tétrade » à trois cellules, nombreux noyaux et micronoyaux.

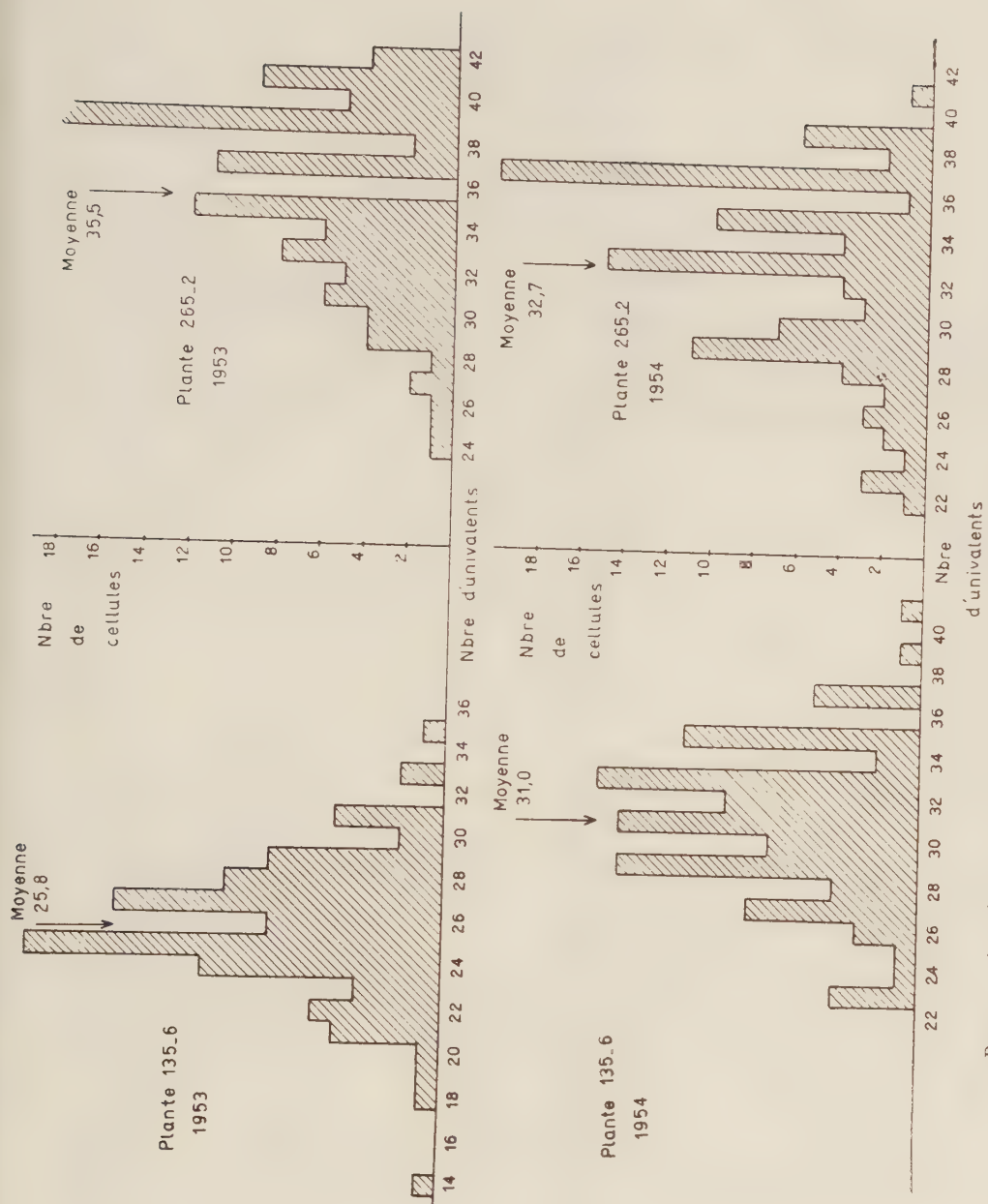


PLANCHE 16. — F_1 (*T. vulgare* var. *Vilmorin 27* $\times$ *A. intermedium*): variabilité observée dans le nombre moyen d'univalents au cours des années 1953 et 1954 chez deux plantes F_1 .

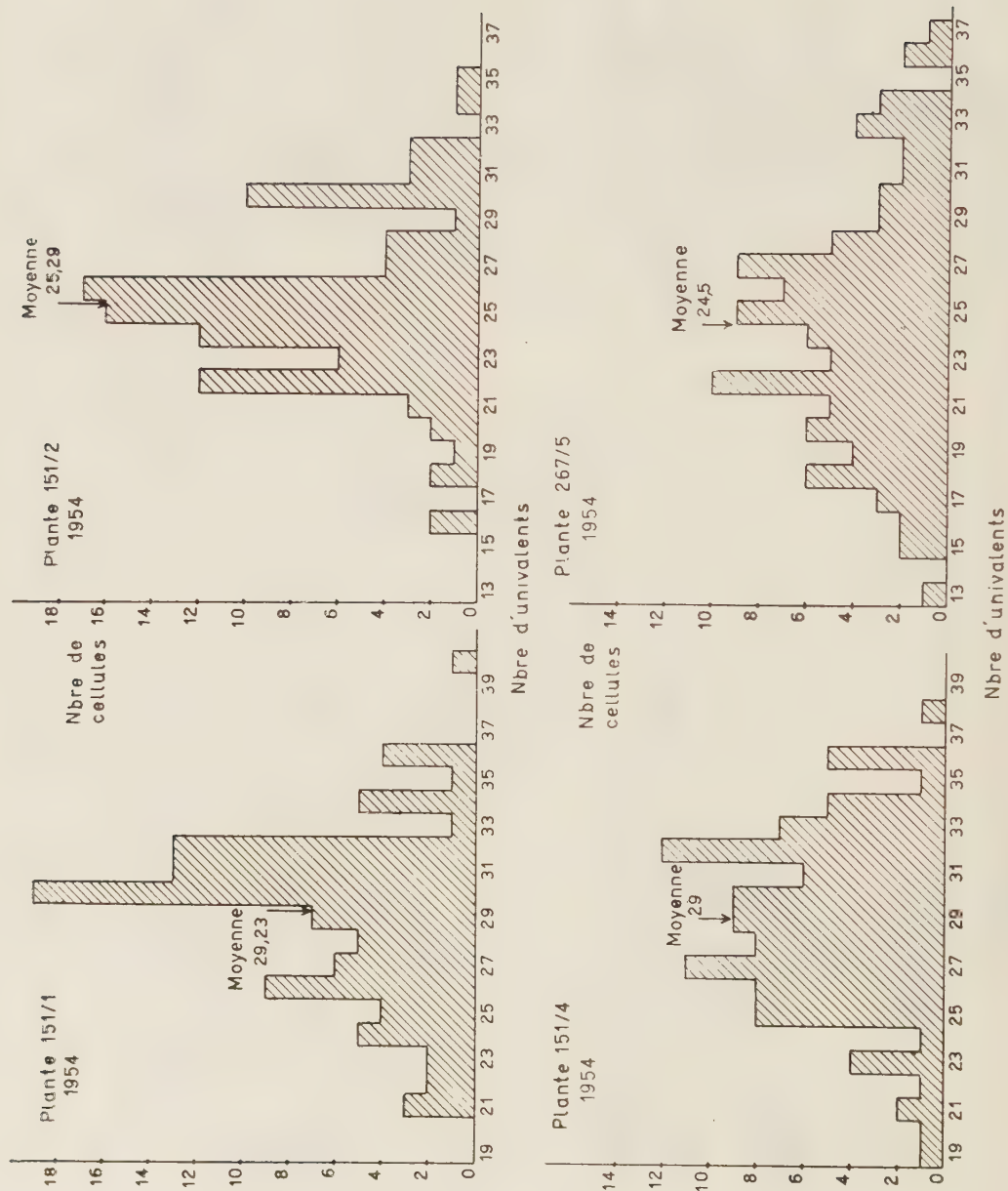


PLANCHE 17. — F_1 (*T. vulgare* var. *Dr. Mazel* $\times$ *A. intermedium*) :
variabilité observée en 1954 chez quatre plantes scours prélevées dans des conditions comparables.

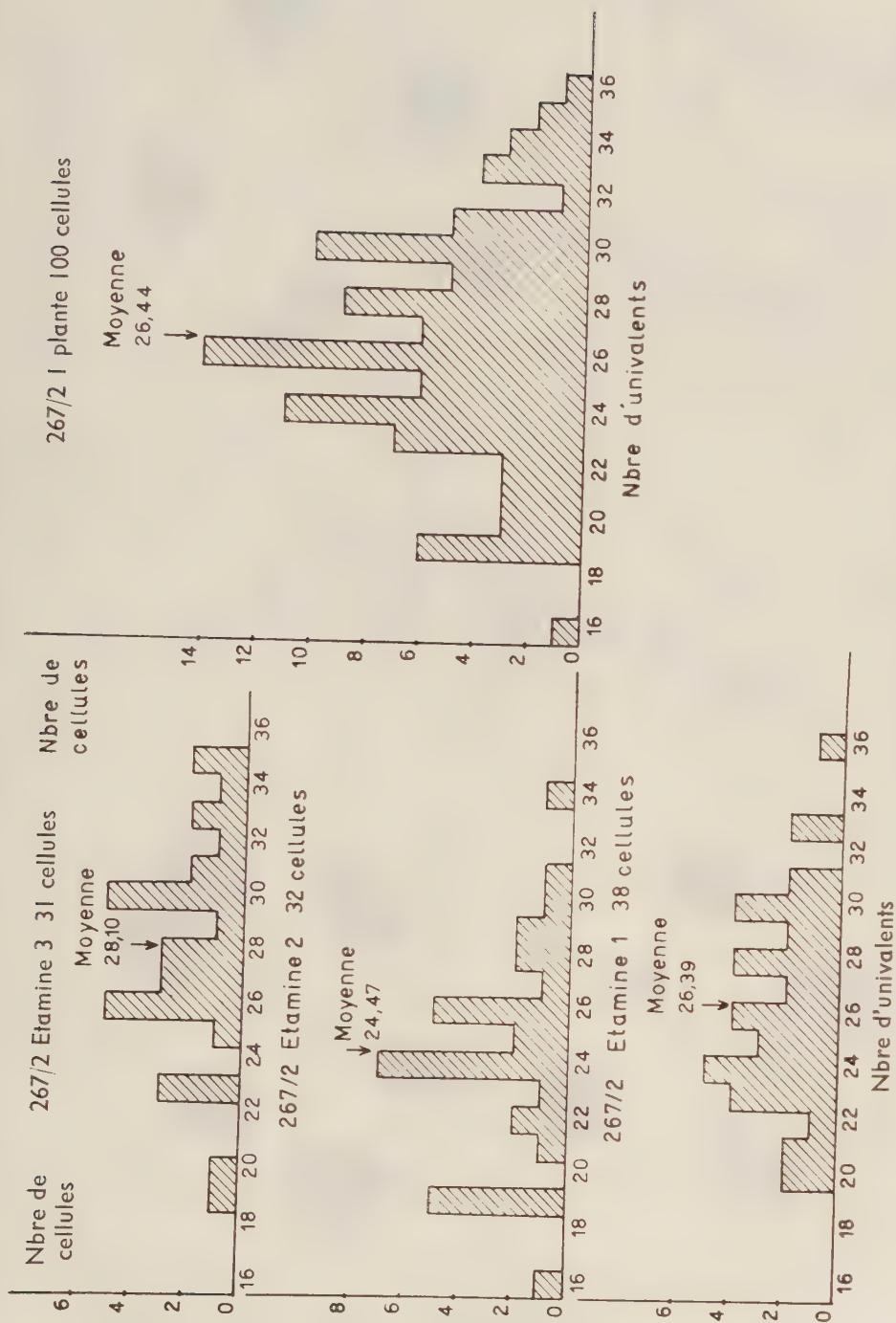


PLANCHE 18. — F_1 (*T. vulgare* var. *Dr. Mazel* $\times$ *A. intermedium*) : variabilité observée en 1954 chez la plante 267/2, dans les étamines prélevées simultanément.



PLANCHE 19. — (*T. vulgare* var. *Vilmorin 27* × *A. intermedium*) × *T. vulgare* var. *Vilmorin 27*, F_1 de R_1 ($n + n' + n$) = 64 méiose (acétocarmin). — 1. Métaphase I : $14_1 + 16_{IIa} + 9_{IIb}$. — 2. Anaphase I : I en plaque équatoriale secondaire ; un pont d'inversion hétérozygote. — 3. Télaphase II : chromosomes retardataires isolés au centre de la cellule. — 4. Télaphase II : noyaux et micronoyaux supplémentaires. — 5. « Tétrade » aberrante : cinq cellules possédant également des micronoyaux.

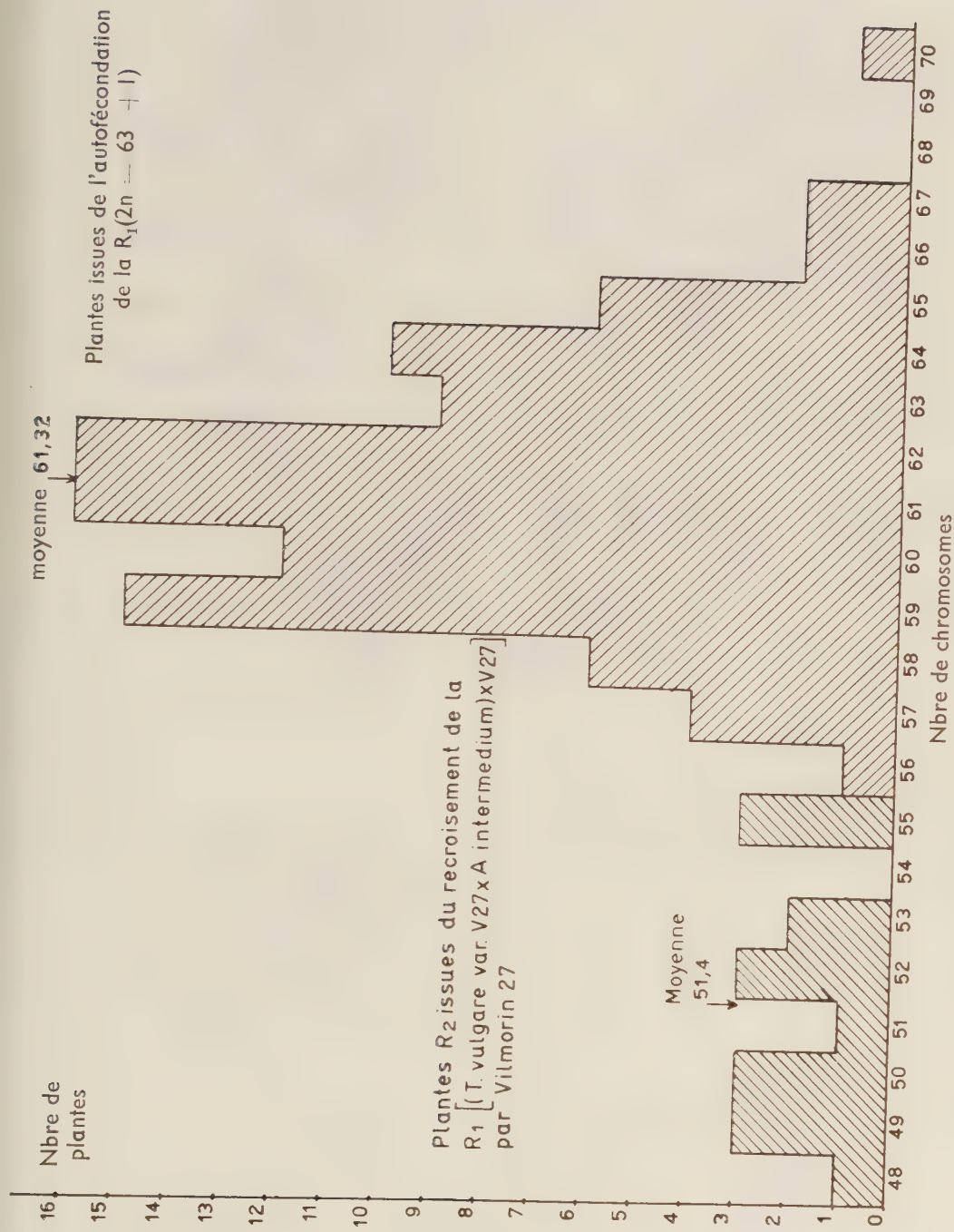


PLANCHE 20. — Étude de la répartition des nombres de chromosomes chez 100 plantes F_2 de R_1 et chez 16 plantes F_1 de R_2 issues du croisement (*T. vulgare* var. Vilmorin 27 x *A. intermedium*).

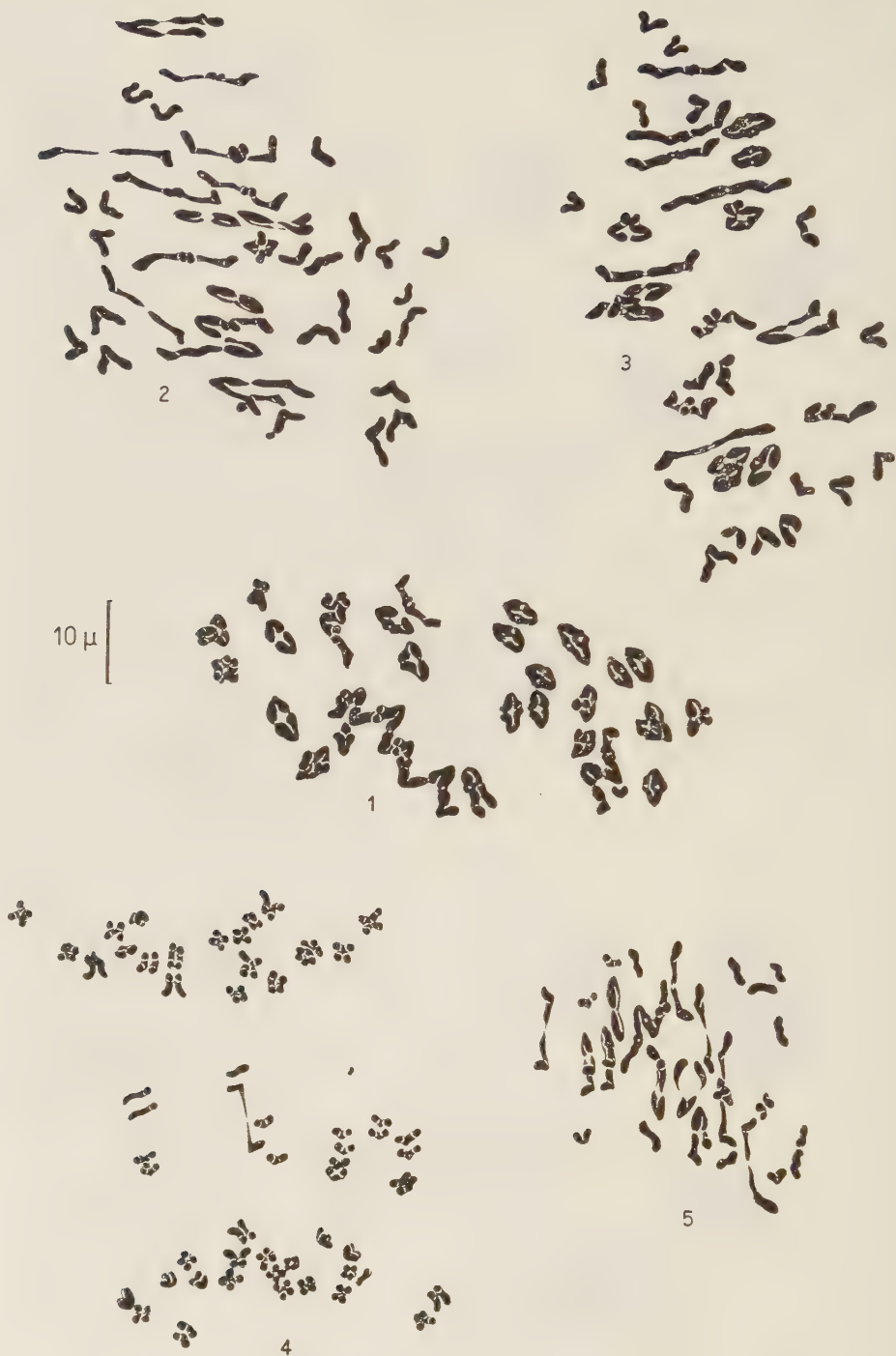


PLANCHE 21. — Méiose (acétocarmin). — 1. *A. (elongatum 10x)* $2n = 69$ $M_I: I_1 + 2I_{IIa} + I_{IIb} + I_{III} + 3I_{IV} + I_{IX}$. — 2. (*A. (elongatum 10x)*) $\times$ *T. vulgare* var. *Progress* 168/1 F_1 ($n + n'$) = 56 $23I + 3IIa + 7IIb + 3III + I_{IV}$. — 3. (*T. vulgare* var. *Progress* $\times$ *A. (elongatum 10x)*) 420/19 F_1 ($n + n'$) = 59 $19I + 5IIa + 9IIb + I_{III} + I_{IV} + I_V$. — 4. [*T. vulgare* var. *Progress* $\times$ *A. (elongatum 10x)*] $\times$ *Progress* F_1 de R_1 $2n = 51$ A_I . — 5. [*A. (elongatum 10x)* $\times$ *T. vulgare* var. *Progress*] $\times$ *Progress* F_1 de R_1 $2n = 48$ M_I (Feulgen) $15I + I_{IIa} + 4IIb + 5III + 2IV$.

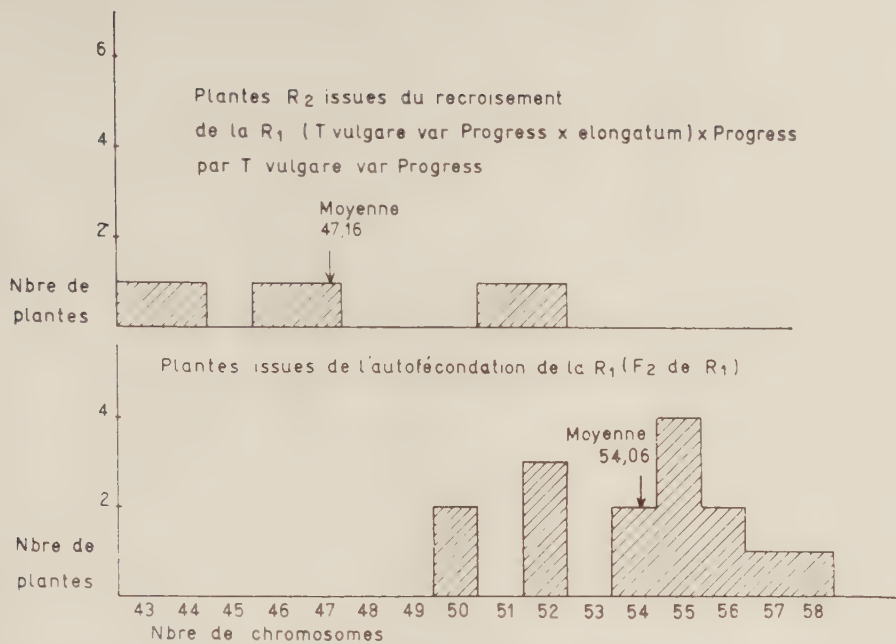


PLANCHE 22. — Étude de la répartition des nombres de chromosomes chez 15 plantes F_2 de R_1 et 6 plantes F_1 de R_2 issues du croisement (*T. vulgare* var. *Progress* $\times$ *A. (elongatum)* var. *rox*).

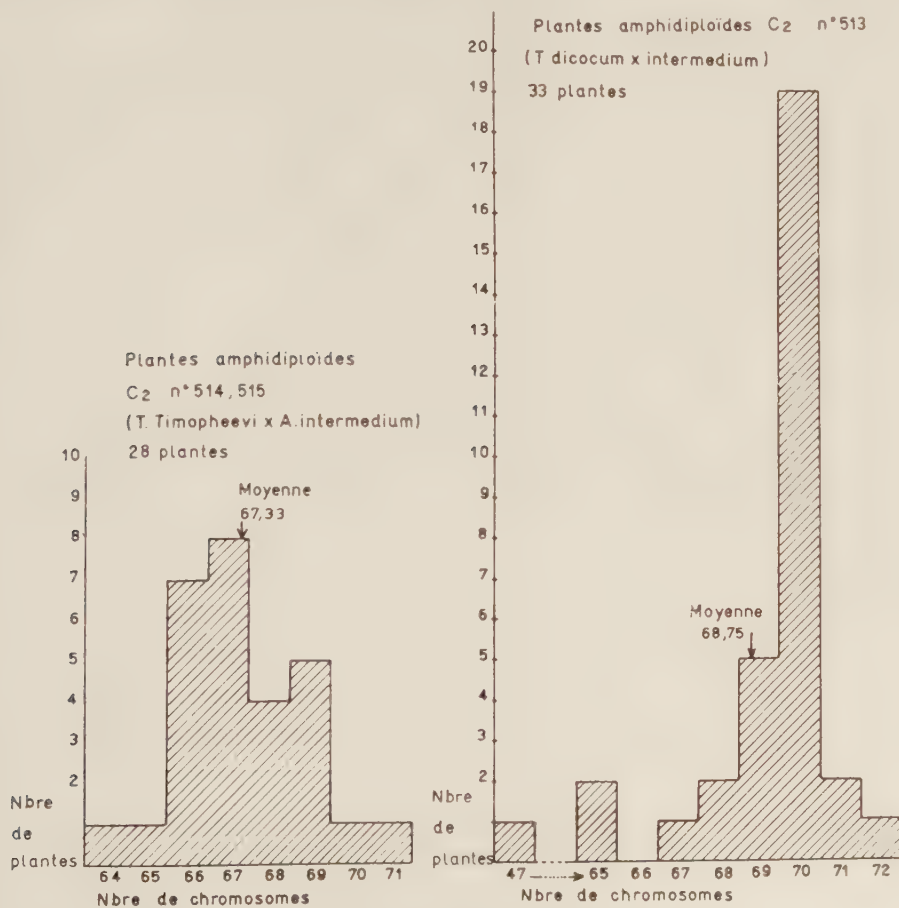


PLANCHE 23. — Étude de répartition des nombres de chromosomes chez les C_2 des amphidiploïdes (*T. Timopheevi* $\times$ *A. intermedium*) et (*T. dicocum* $\times$ *A. intermedium*).

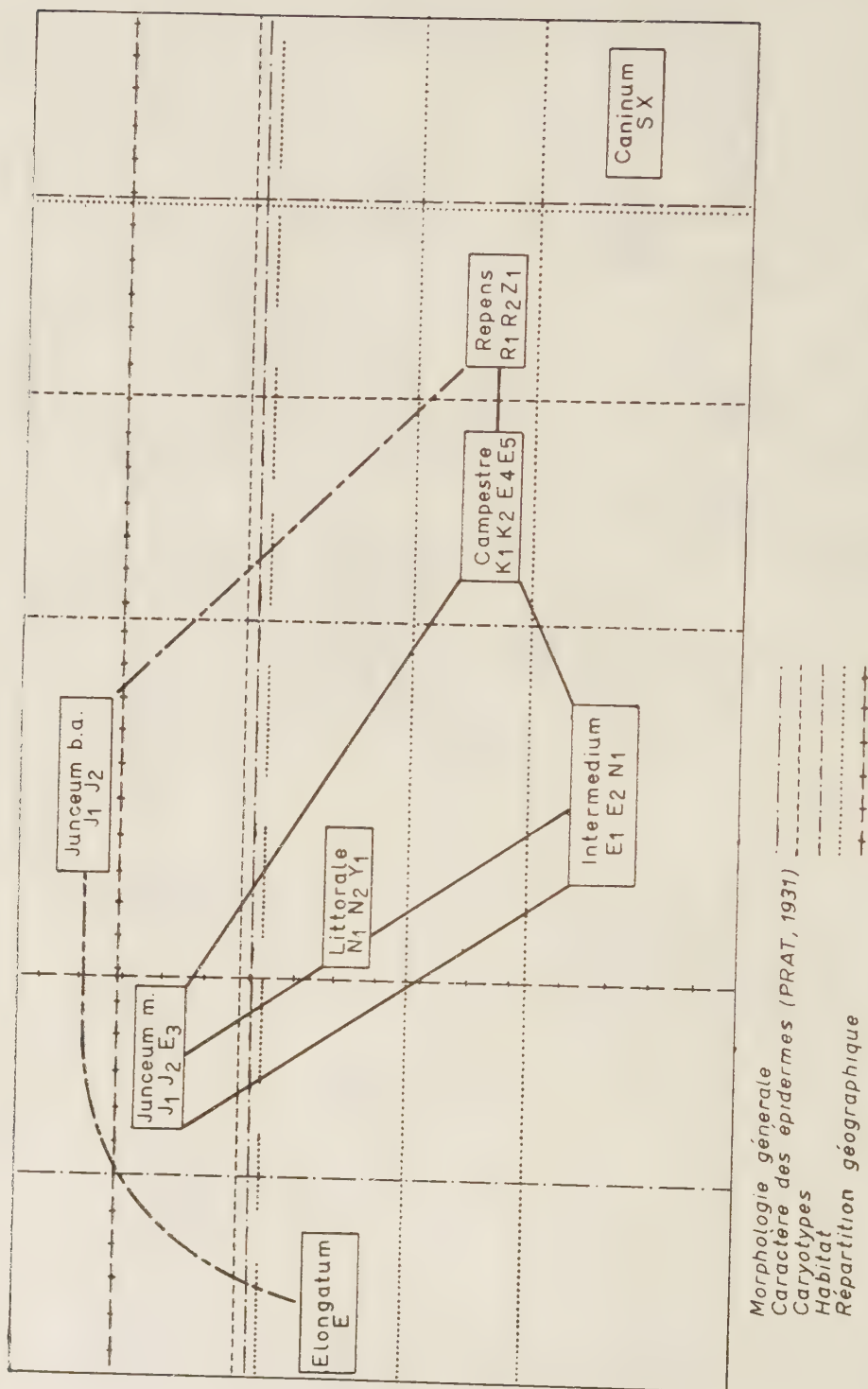


PLANCHE 24. — Les espèces d'*Agropyrum* spontanées en France. Groupement d'après quelques critères d'affinité. Les traits joignant les espèces deux à deux représentent les hybrides que nous avons réalisés. Sous chaque nom d'espèce, le formule génomique proposée.

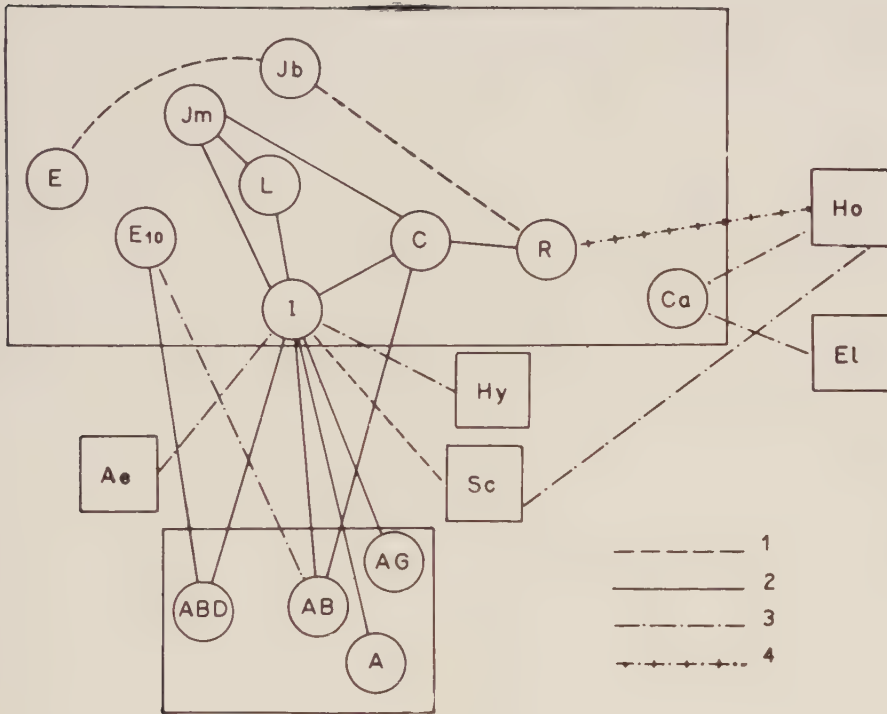


PLANCHE 25. — Les *Agropyrum* dans la tribu des *Hordeae*. — Genre *Agropyrum*. I : *A. intermedium*. — C : *A. campestre*. — E : *A. elongatum*. — E (10) : *A. (elongatum 10x)*. — Jb : *A. junceum boreo-atlanticum*. — Jm : *A. junceum mediterraneum*. — L : *A. littorale*. — R : *A. repens*. — Ca : *A. caninum*. — Genre *Aegilops* Æ. — Genre *Triticum*. A : Blés diploïdes. — AB et AG : Blés tétraploïdes. — ABD : Blés hexaploïdes. — Genre *Secale* : Sc. — Genre *Haynaldia* : Hy. — Genre *Elymus* : El. — Genre *Hordeum* : Ho. 1 et 2. — Croisements pour lesquels nous avons obtenu des plantes F₁. 1. Étudiés dans ce travail. — 2. Cités, mais non étudiés. — 3. — Croisements réalisés par d'autres auteurs et cités dans le texte. — 4. — Hybrides naturels cités dans le texte.

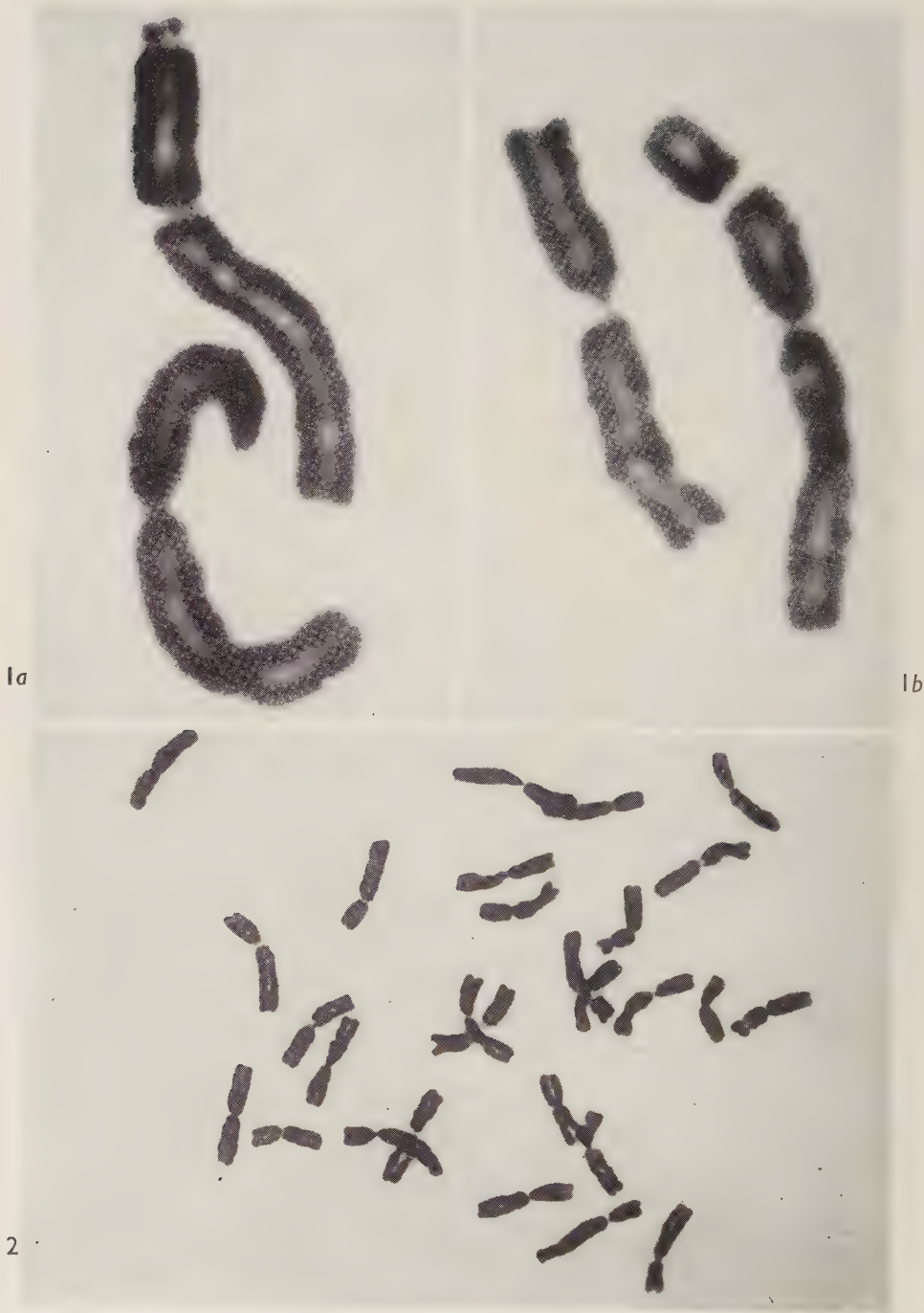


PLANCHE 26. — Chromosomes somatiques d'*A. caninum* (orcéine acétique). — 1. Les deux types de chromosomes à satellite d'*A. caninum*. a) Un chromosome portant un microsatellite (le chromosome organisateur du nucléole) à côté d'un chromosome normal. b) Un chromosome possédant une zone hétérochromatique à côté d'un chromosome normal. — 2. Une mitose somatique observée dans le méristème primaire des racines ($2n = 28$).

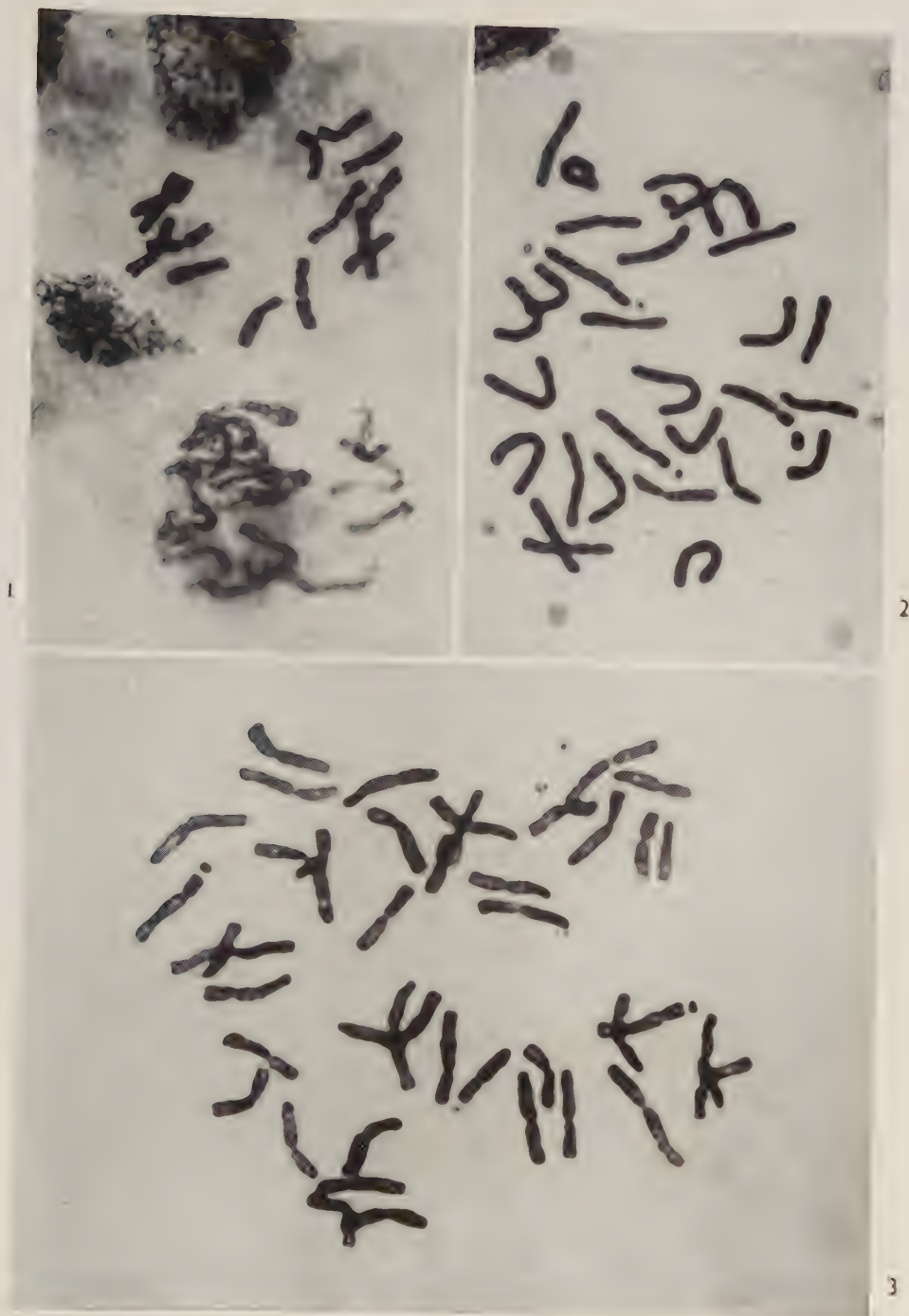


PLANCHE 27. — Chromosomes somatiques de quelques espèces d'*Agropyrum* (orcéine acétique). —
 1. *A. elongatum* $2n = 14$. — 2. *A. junceum boreo-atlanticum* $2n = 28$. — 3. *A. intermedium*
 (semis issu de la souche 75 bis) $2n = 42$ (l'un des chromosomes de la paire à satellite indiquée
 par la flèche présente une délétion).

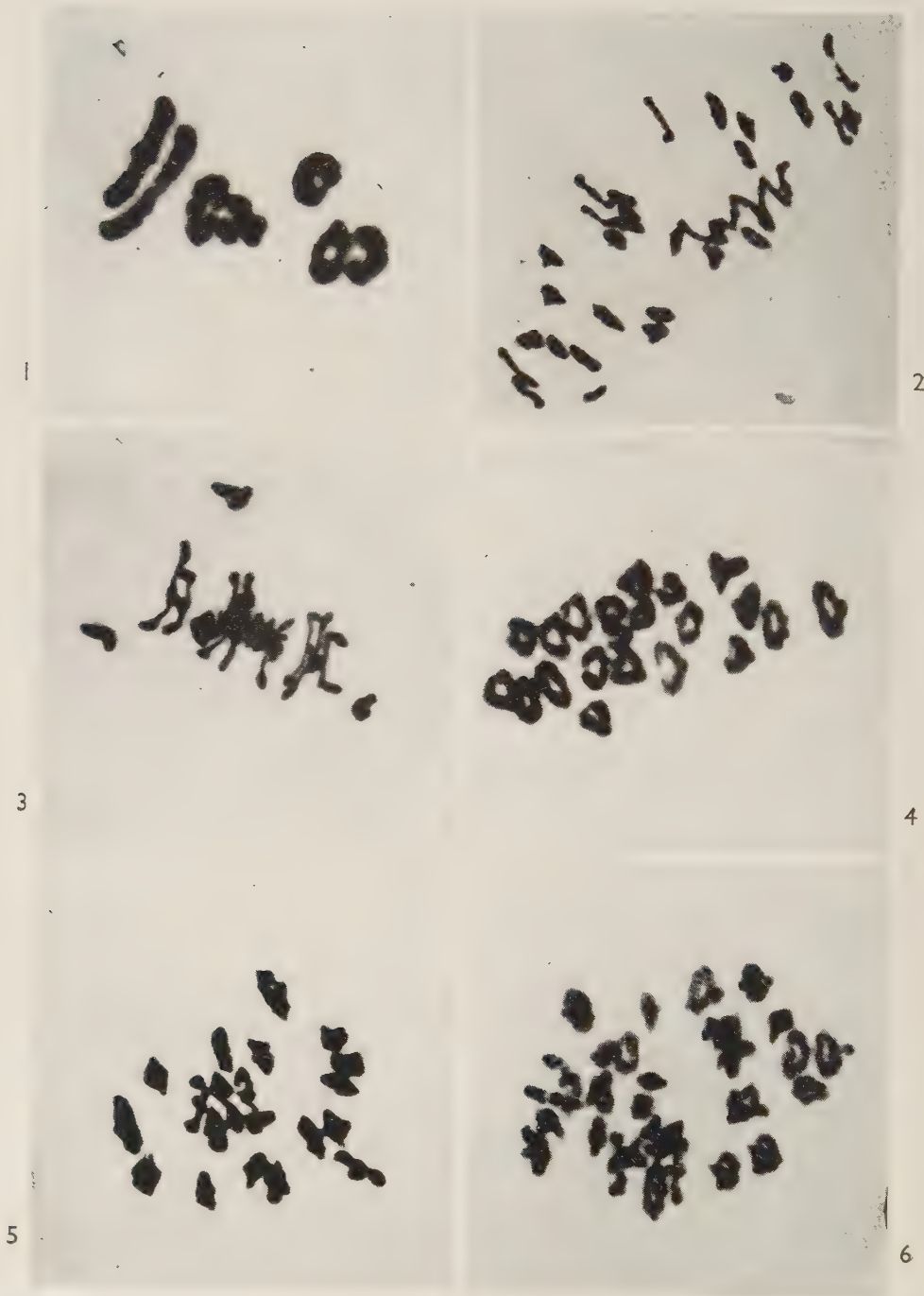


PLANCHE 28. — Méiose chez quelques espèces d'*Agropyrum* (cellules-mères du pollen, acétocarmin).
 (Voir également planche 30.) 1. *A. elongatum* $2n = 14$, $M_1(5_{IIa} + 2_{IIb})$. — 2. *A. (elongatum*
10x) $2n = 69$, $M_1(2_I + 20_{IIa} + 5_{IIb} + 2_{IV} + 1_{IX})$. — 3. *A. junceum boreo-atlanticum* $2n = 28$,
 $M_1(4_I + 4_{IIa} + 8_{IIb})$. — 4. *A. junceum mediterraneum* $2n = 42$, $M_1(2_I + 1_{IIa})$. — 5. *A. intermedium*
 $2n = 42$, $M_1(19_{IIa} + 2_{IIb})$. — 6. *A. campestre* $2n = 56$, $M_1(23_{IIa} + 2_{IIb} + 2_{IV})$.

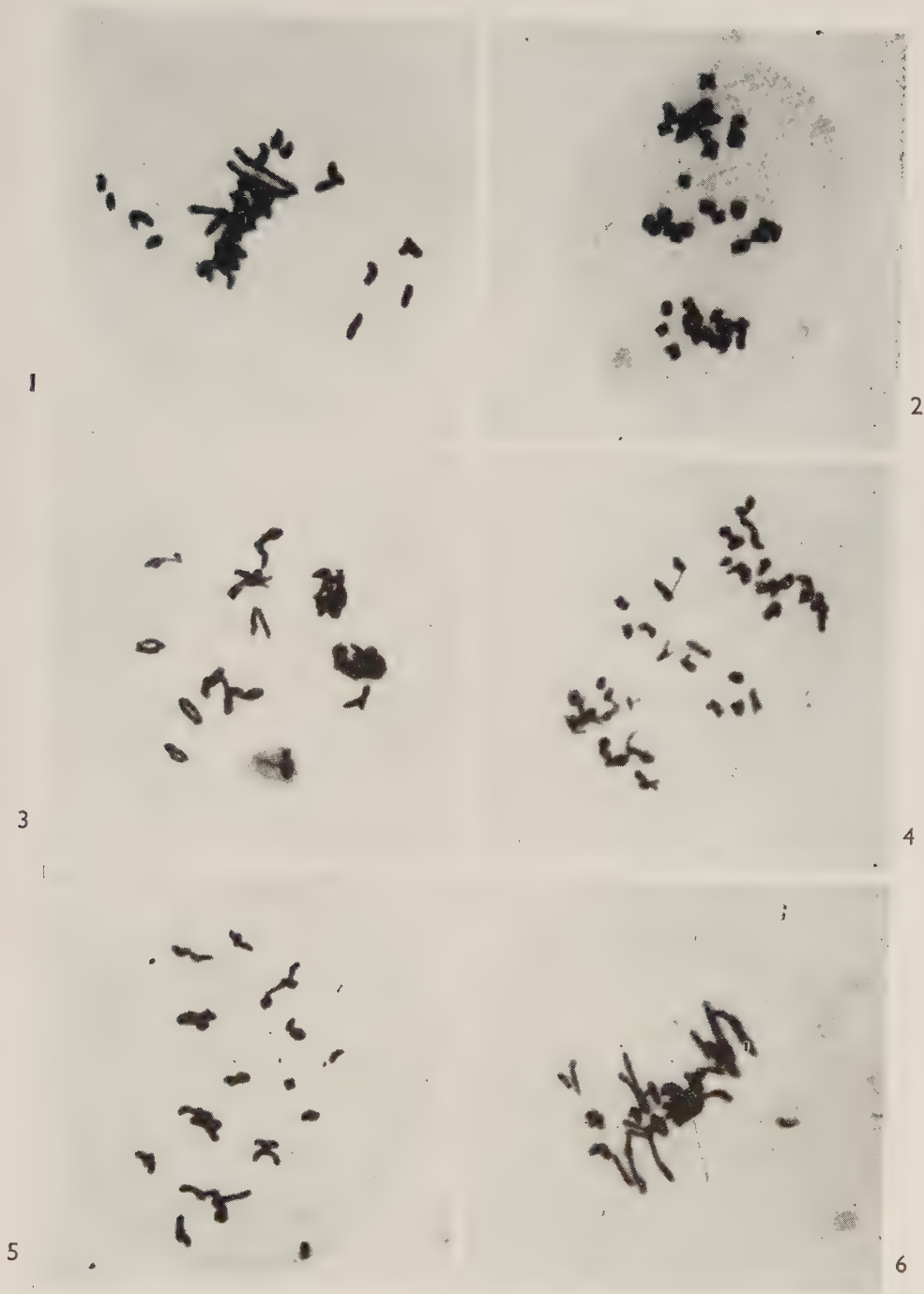


PLANCHE 29. — Méiose chez quelques hybrides F_1 entre *Agropyrum* (C. M. P., acétocarmin). — 1. 157/1 (*A. campestre* $\times$ *A. repens*) $2n = 49$, M_1 . — 2. 157/1 (*A. campestre* $\times$ *A. repens*) A_1 avec univalents retardataires. — 3. 156/3 (*A. junceum med.* $\times$ *A. campestre*) $2n = 49$, prophase (fin de diplotène). — 4. 156/3 (*A. junceum med.* $\times$ *A. campestre*) A_1 avec univalents retardataires et pont de chromatine. — 5. 11/2 (*A. campestre* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 49-1$, préméphase. — 6. 123/3 (*A. junceum med.* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 42$ M_1 .

CAUDERON

11*

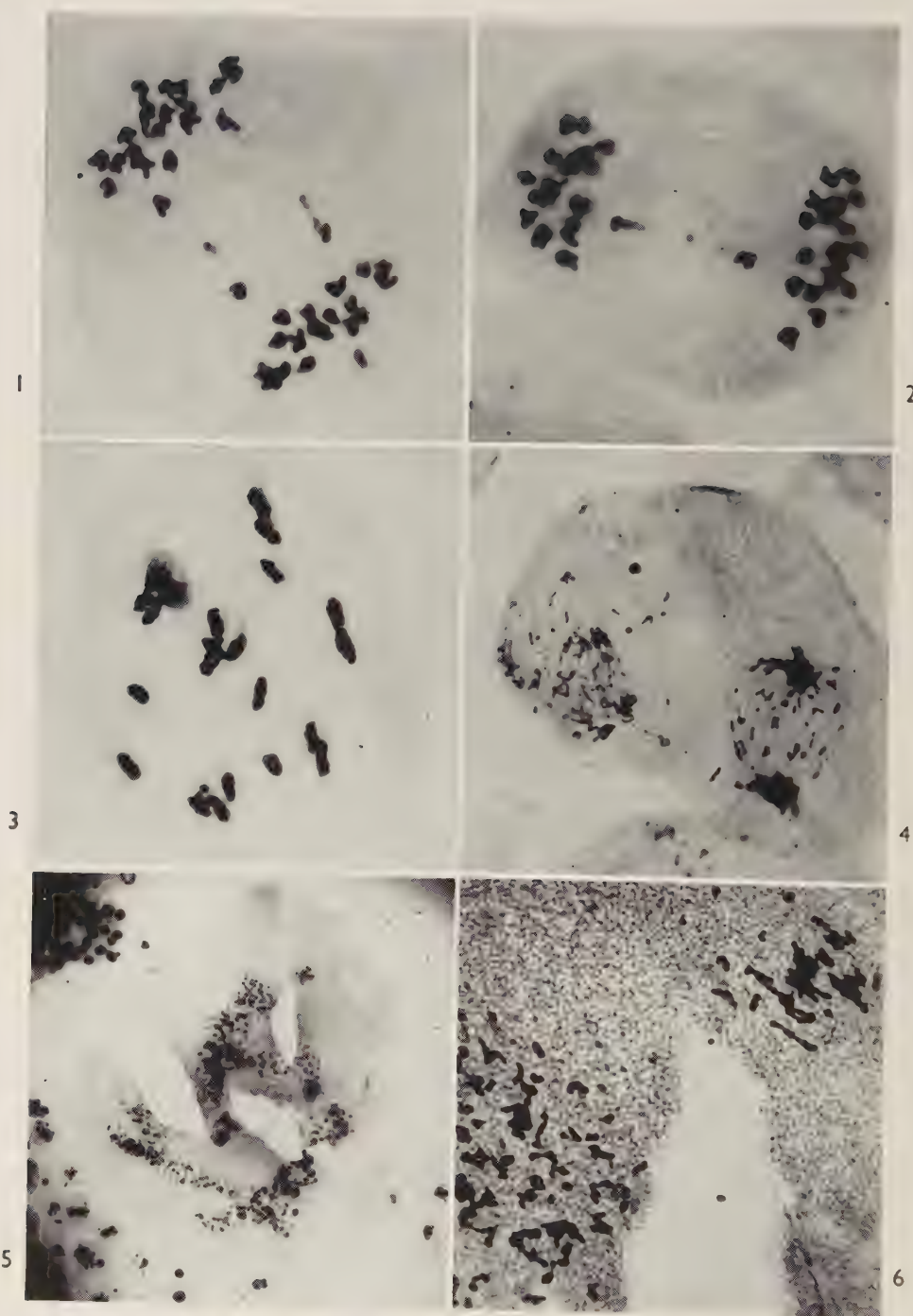


PLANCHE 30. — (1 à 3) Méiose chez quelques espèces d'*Atriplex* (C. M. P., acétocarmin) (voir également planche 28). — 1. *A. confertifolia*, fin d'A₁, avec deux bivalents à disjonction retardée. — 2. *A. confertifolia*, fin d'A₁, avec un pont d'inversion hétérozygote. — 3. *A. confertifolia*, fin d'A₁, avec bivalents et quadrivalents. (4 à 6) Anomalies observées à la méiose dans les anthères de la F₁ 480/10 (*A. confertifolia* var. *Proctor* × *A. confertifolia* var. *Proctor*). — 4. Tétrosome I avec granulations de chromatine et chromosomes en voie de dégénérescence. — 5. Cellule plasmotique à côté de C. M. P. normales, M₁. — 6. Détail de la cellule plasmotique montrant une plaque métaphasique normale à côté d'un groupe de chromosomes présentant un aspect métaphasique, mais répartis anarchiquement.

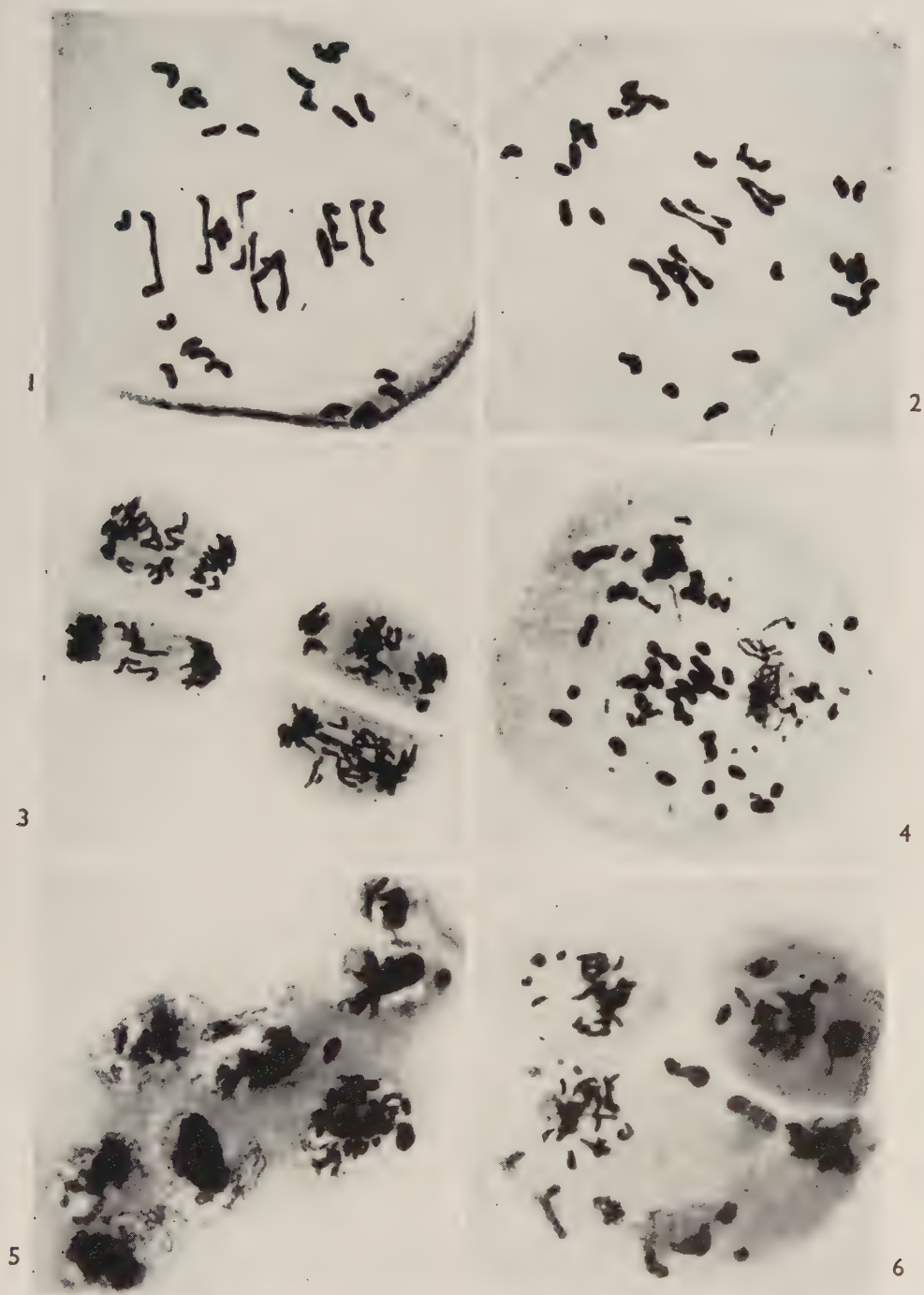


PLANCHE 31. — Méiose chez l'hybride F_1 (*T. vulgare* var. *Dr Mazet* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 42$ (C. M. P., acétocarmin). — 1. M_I $23I + 6_{II}d + 2_{II}a + 1_{III}$. — 2. M_I $26I + 5_{II}d + 2_{III}$. — 3. T_{II} avec chromosomes retardataires. — 4. Prémataphases avec un noyau prophasique et de nombreuses granulations de chromatine. — 5. Cellule plasmodiale possédant de nombreux noyaux en prophase. — 6. Cellules-mères de grains de pollen en prophase, avec granulations chromatiques présentant l'aspect de micronoyaux.

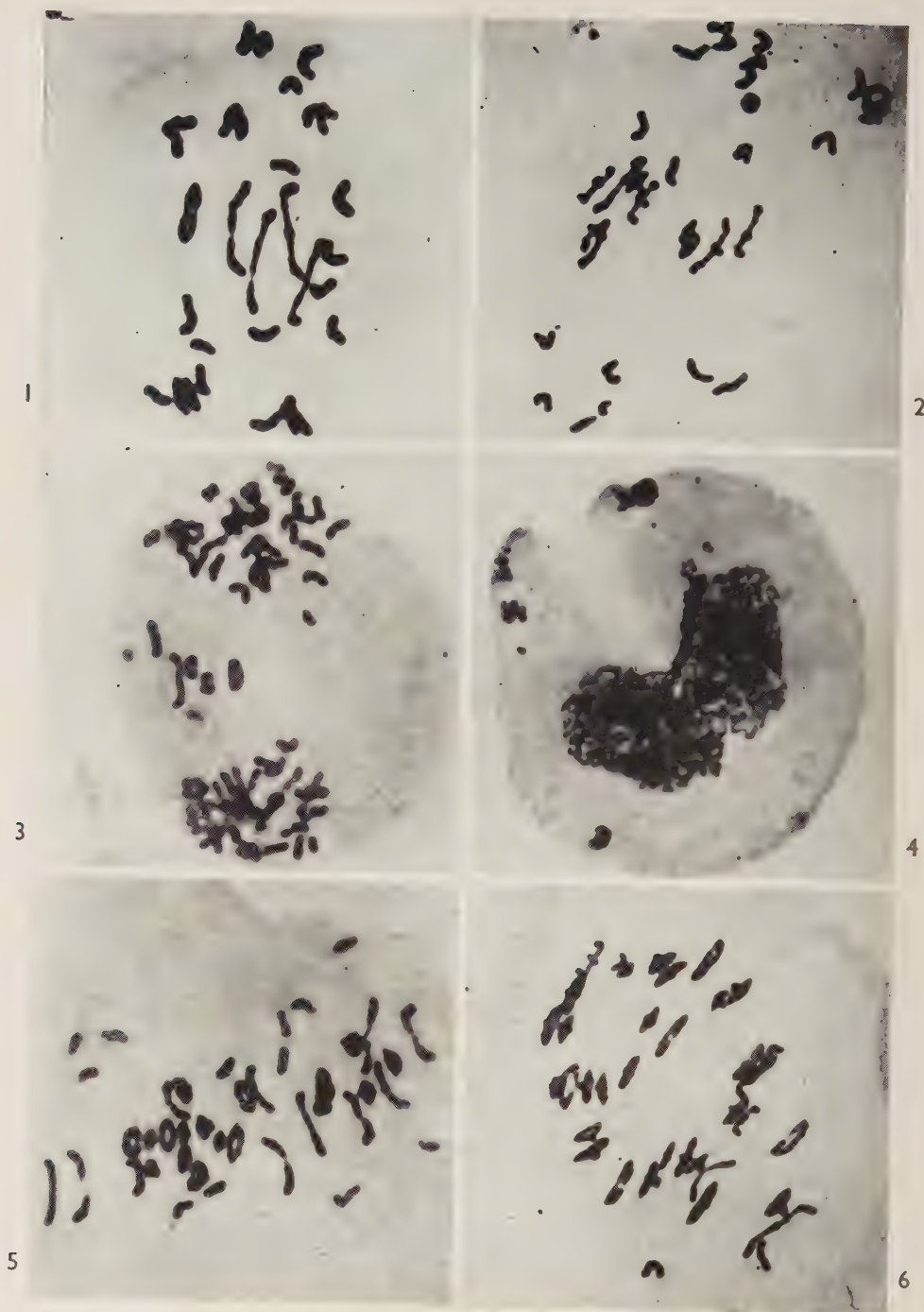


PLANCHE 32. — Méiose chez des hybrides F_1 entre Blés à $2n = 28$ et *A. intermedium* ou *A. campestre*, et chez les amphidiploïdes correspondants (C. M. P., acétocarmin). — 1. F_1 (*T. timopheevi* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 35$ ($25I + 4nd + 1na$). — 2. F_1 (*T. timopheevi* $\times$ *A. campestre*) $2n = 42$ ($33I + 5nd + 3na + 1nv$). — 3. F_1 (*T. dicoccum* $\times$ *A. campestre*): une cellule asynaptique (des univalents se sont disposés en plaque équatoriale secondaire et se sont répartis par chromatides à chacun des pôles; cinq d'entre eux au centre ont l'aspect de bivalents et ne se sont pas disjointes). — 4. F_1 (*T. dicoccum* $\times$ *A. campestre*): une cellule avec un « pseudo » noyau de restitution interphasique et une ébauche de membrane des deux noyaux se sont vraisemblablement réunis en raison des nombreux ponts de chromatine qui les unissaient et qui ont empêché la montée des chromosomes vers les pôles). A la périphérie, nombreux micronoyaux. — 5. Amphidiploïde (*T. timopheevi* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 68$ $12I + 11nd + 27na$. — 6. Amphidiploïde (*T. dicoccum* $\times$ *A. intermedium*) $2n = 70$ $2I + 5nd + 27na + 1v$.

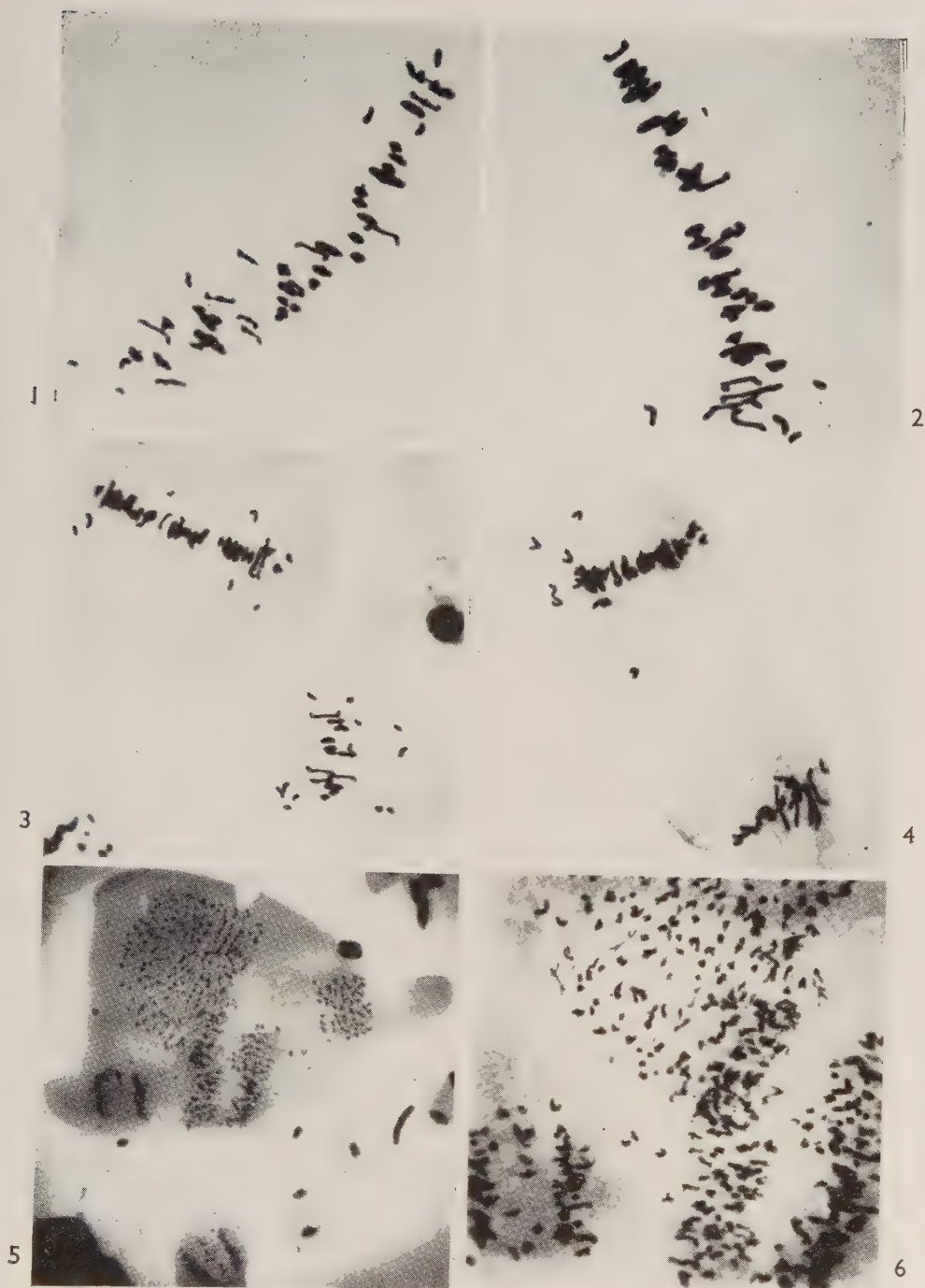


PLANCHE 33. — Méiose chez l'amphidiploïde (*T. vulgare* var. *Dr Mazet* × *A. inermidum*) (C. M. P., acétocarmin). — 2. $M_1 \ 2n = 80 : 10_I + 10_{II}d + 25_{III}a$. — 2. $M_1 \ 2n = 80 : 6_I + 8_{II}d + 27_{III}a + 1_{IV}$. — 3. M_1 . Une cellule normale à côté d'une cellule à nombre réduit. ($12_I + 3_{II}d + 10_{III}a$). — 4. M_1 . Une cellule présentant un étranglement médian : à chacun des pôles une métaphase réductionnelle ; la somme des nombres chromosomiques de ces deux plaques est égale à 80 ; dans la plaque métaphasique du bas, les chromosomes n'ont pas subi une contraction normale. — 5. Une cellule plasmodiale où les chromosomes sont en A_1 . En bas, une cellule-mère normale au même stade. — 6. Détail de la cellule plasmodiale. A gauche, une figure anaphasique presque normale.



PLANCHE 34. — Une station naturelle d'*A. junceum mediterraneum*
en Camargue (Les Saintes-Maries-de-la-Mer).



PLANCHE 35. — L'hybride *A. acutum*, à l'île de Ré (Phare des Baleines). — 1. Sur dunes mobiles, à la limite de l'*A. junceum boreo-atlanticum*. — 2. Sur dunes fixées, avec l'*A. littorale*.

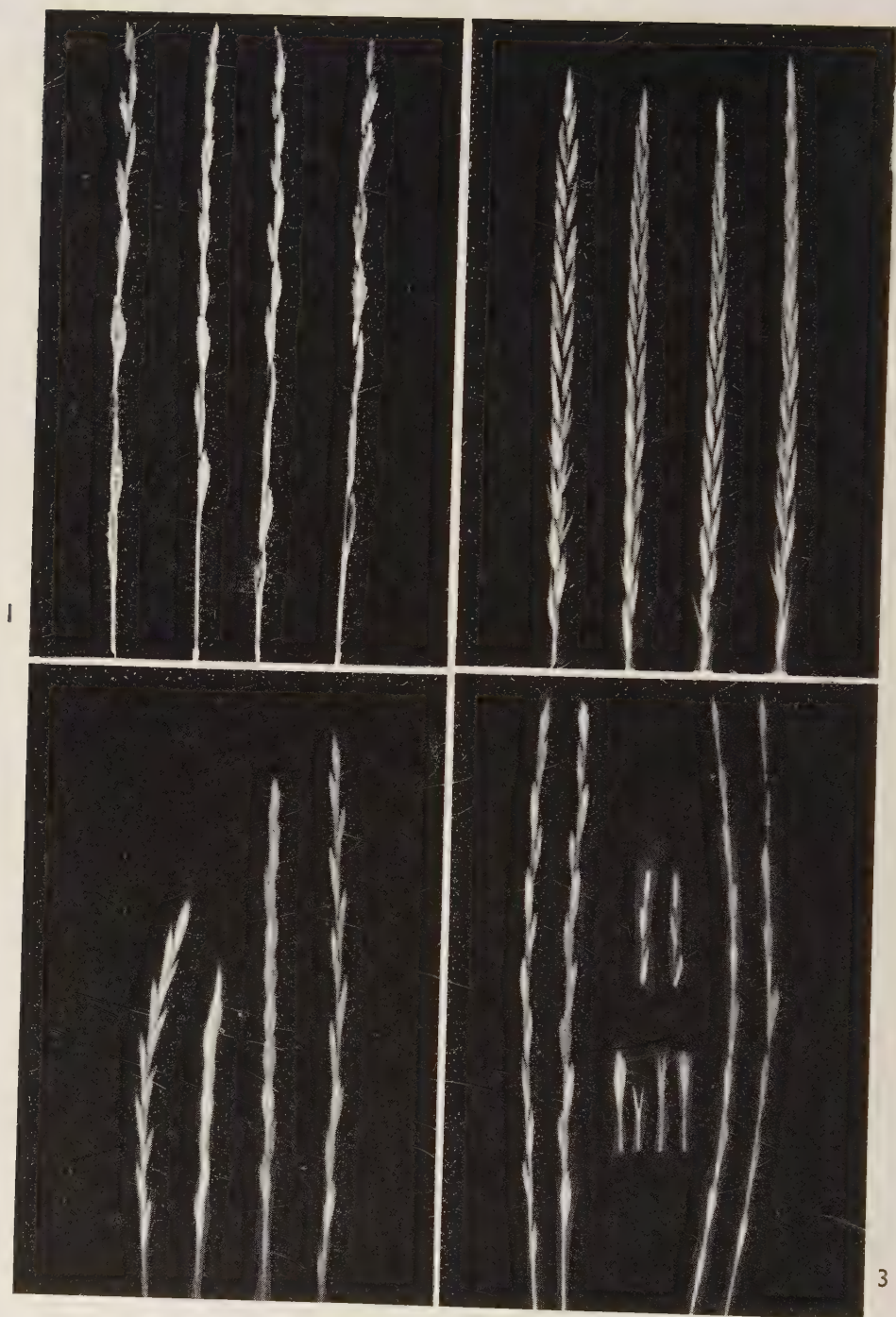


PLANCHE 36. — 1. *A. elongatum* (Host) P. B. $2n = 14$. — 2. *A. caninum* (L.) P. B. $2n = 28$. — 3. Les deux formes d'*A. junceum*. De gauche à droite : *A. junceum boreo-atlanticum* (L.) S. G. $2n = 28$. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$. — 4. *A. junceum mediterraneum* (L.) S. $2n = 42$.

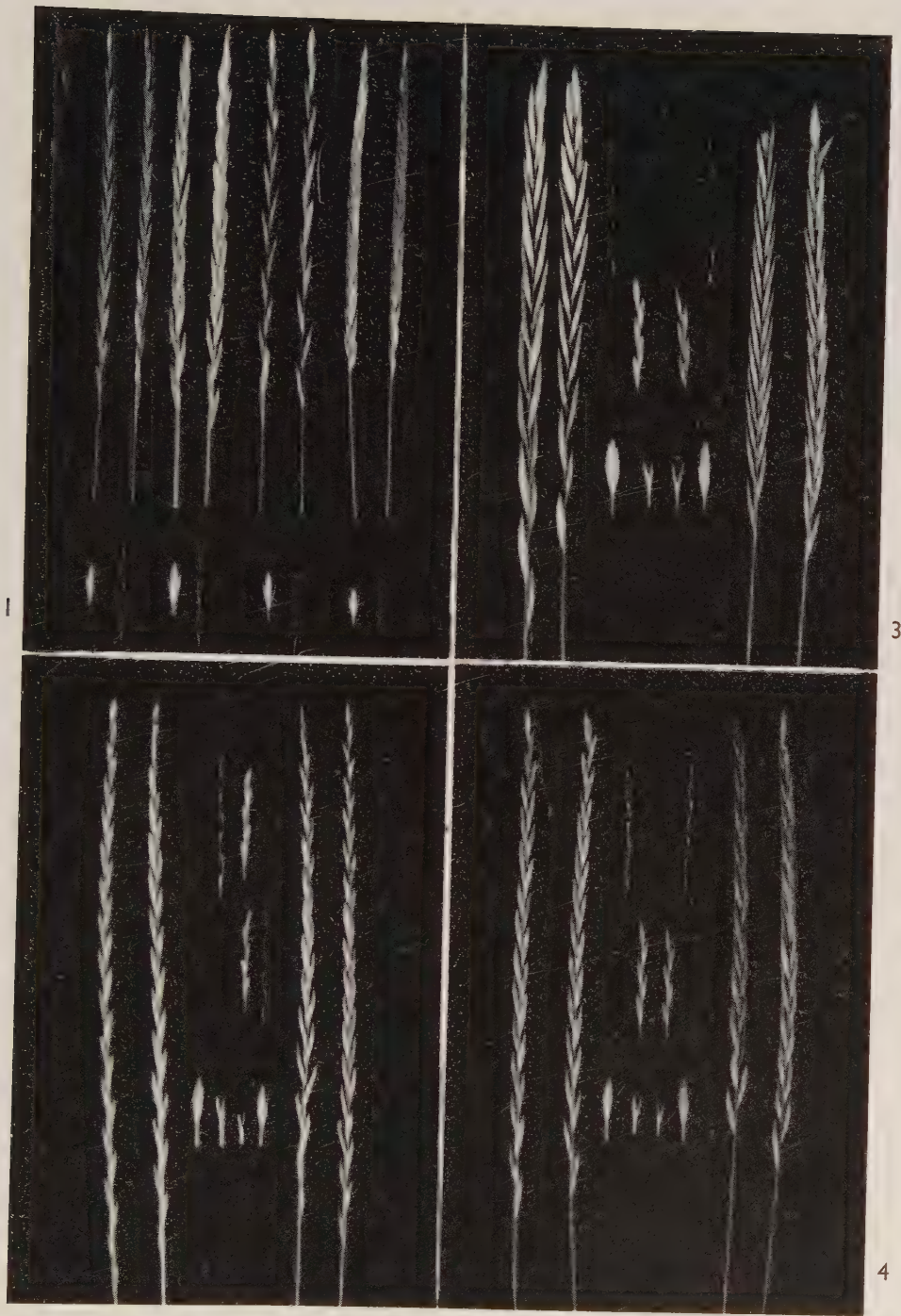


PLANCHE 37. — 1. *A. repens* (L.) P. B. $2n = 42$. — 2. *A. littorale* (Host) Dum. $2n = 42$. —
 3. *A. intermedium* (Host) P. B. $2n = 42$. — 4. *A. campestre* G. G. $2n = 56$.

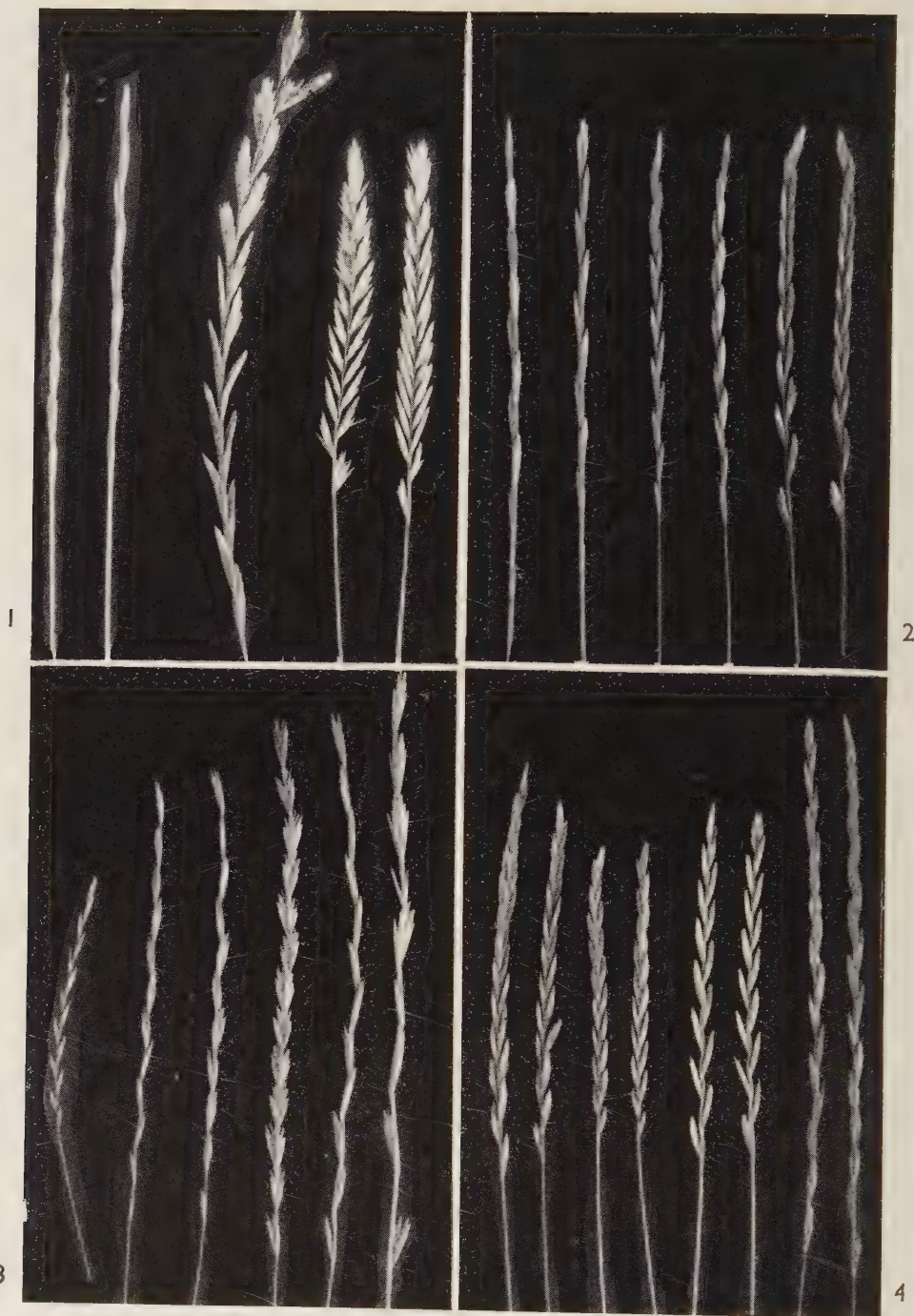
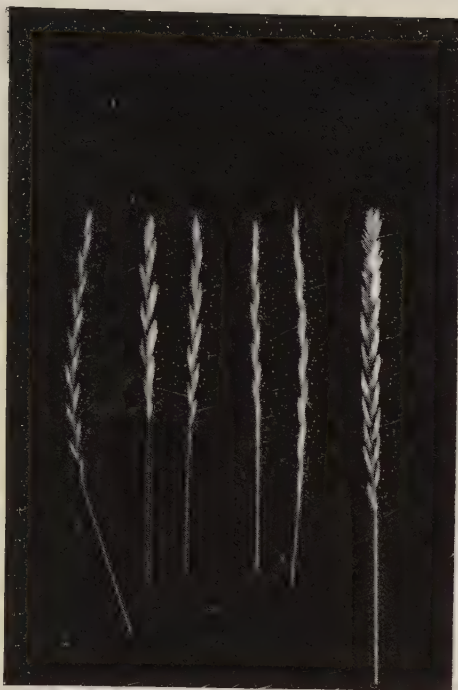


PLANCHE 38. — 1. Hybride *A. junceum med.* × *A. littorale*. De gauche à droite : ♀ (2 épis), F₁ (1 épi), ♂ (2 épis). — 2. Hybride *A. junceum med.* × *A. campestre*. De gauche à droite : ♀ (2 épis), F₁ (2 épis), ♂ (2 épis). — 3. Hybride *A. junceum med.* × *A. intermedium*. De gauche à droite : ♂ (1 épi), F₁ (4 épis venant de deux plantes différentes), ♀ (1 épi). — 4. Hybride *A. campestre* × *A. intermedium*. De gauche à droite : ♀ (2 épis), F₁ (4 épis venant de deux plantes différentes), ♂ (2 épis).



2



4



3

PLANCHE 39. — 1. Hybride *A. intermedium* × *A. littorale*. De gauche à droite : ♀ (1 épi), F₁ (4 épis venant de deux plantes différentes), ♂ (1 épi). — 2. Hybride *A. campestre* × *A. repens*. De gauche à droite : ♀ (2 épis), F₁ (2 épis), ♂ (2 épis). — 3. Hybride (*T. persicum* var. *rubiginosum* × *A. intermedium*). Développement des racines séminales. De bas en haut : ♀ (2 grains), F₁ (2 grains), ♂ (2 grains). — 4. Hybride (*T. dioicum*) (Amidonier blanc barbu) × *A. intermedium*. Développement des racines séminales. De bas en haut : ♀ (2 grains), F₁ (2 grains), ♂ (2 grains).

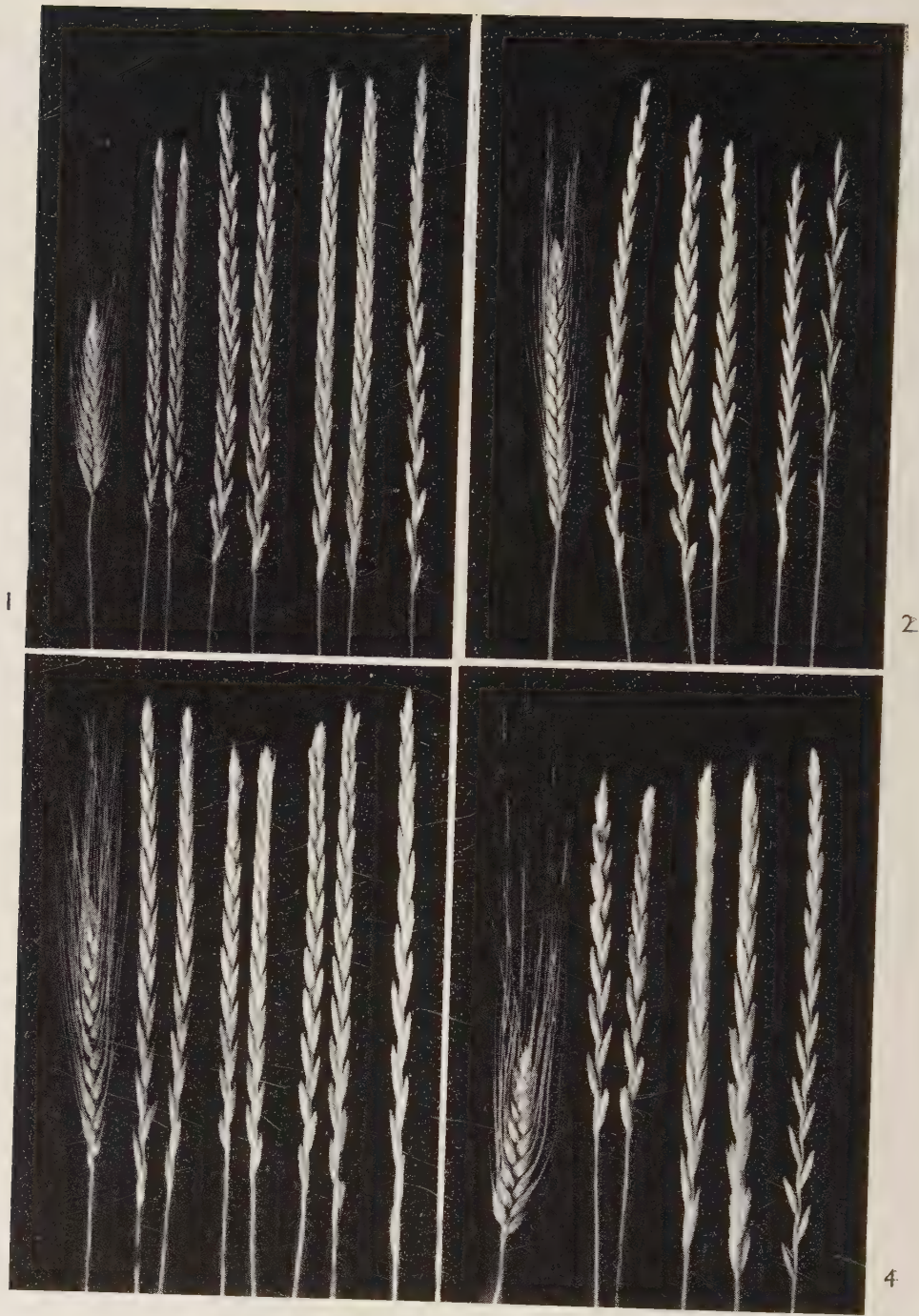


PLANCHE 40. — 1. (*T. Timopheevi* × *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. Timopheevi*, 1 épi ; 1 plante F_1 (stérile), 2 épis ; 1 plante amphidiploïde (fertile), 2 épis ; 1 plante F_1 (stérile), 2 épis ; *A. intermedium* (1 épi). — 2. (*T. dicoccum* × *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. dicoccum*, 1 épi ; 1 plante F_1 (stérile), 1 épi ; 2 plantes amphidiploïdes (fertiles), 1 épi chacune, 1 plante F_1 (stérile) 1 épi ; *A. intermedium* (1 épi). — 3. (*T. persicum rubiginosum* × *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. persicum rubiginosum*, 1 épi ; 3 plantes F_1 (stériles), 2 épis chacune ; *A. intermedium*, 1 épi. — 4. (*T. durum mahmoudi* × *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. durum mahmoudi*, 1 épi ; 2 plantes F_1 (stériles), 2 épis chacune ; *A. intermedium*, 1 épi.

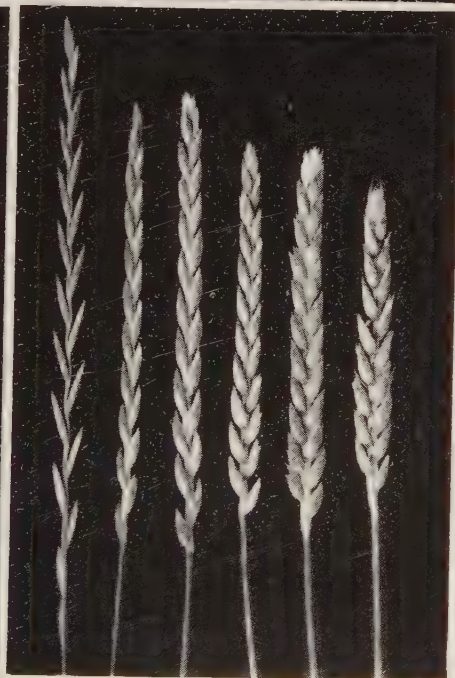
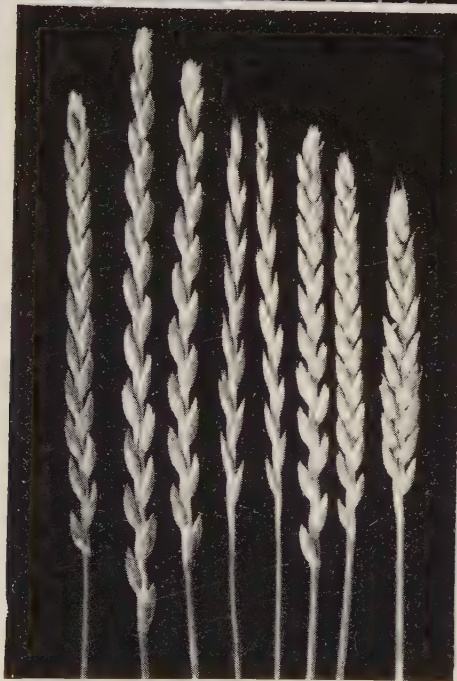
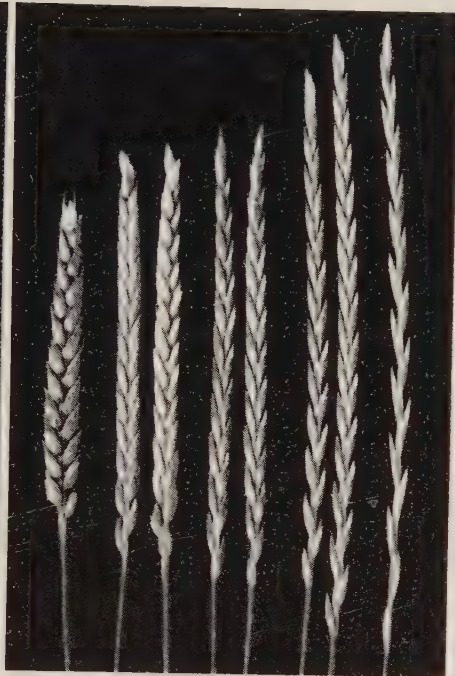
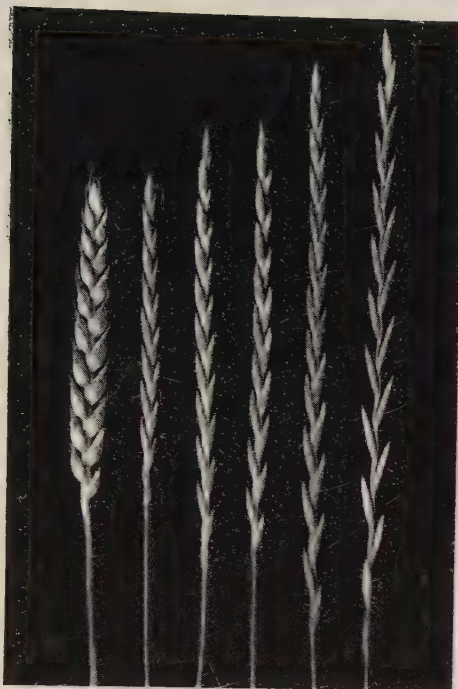


PLANCHE 41. — 1. (*T. vulgare* var. *Dr Mazet* $\times$ *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. vulgare* var. *Dr Mazet*, 1 épi ; 4 plantes F_1 , 1 épi chacune ; *A. intermedium*. — 2. (*T. vulgare* var. *Magdalena* $\times$ *A. intermedium*). De gauche à droite : *T. vulgare* var. *Magdalena*, 1 épi ; 3 plantes F_1 , 2 épis chacune ; *A. intermedium*. — 3. (*T. vulgare* var. *Vilmorin 27* $\times$ *A. intermedium*). De gauche à droite : 1 plante R_1 14/3, 1 épi ; 3 plantes F_2 de R_1 , 2 épis chacune ; *T. vulgare* var. *Vilmorin 27*, 1 épi. — 4. (*T. vulgare* var. *Vilmorin 27* $\times$ *A. intermedium*). De gauche à droite : *A. intermedium*, 1 épi ; 1 plante F_1 de R_1 , 1 épi ; 2 plantes F_1 de R_2 , 1 épi chacune ; *T. vulgare* var. *Vilmorin 27*, 1 épi.

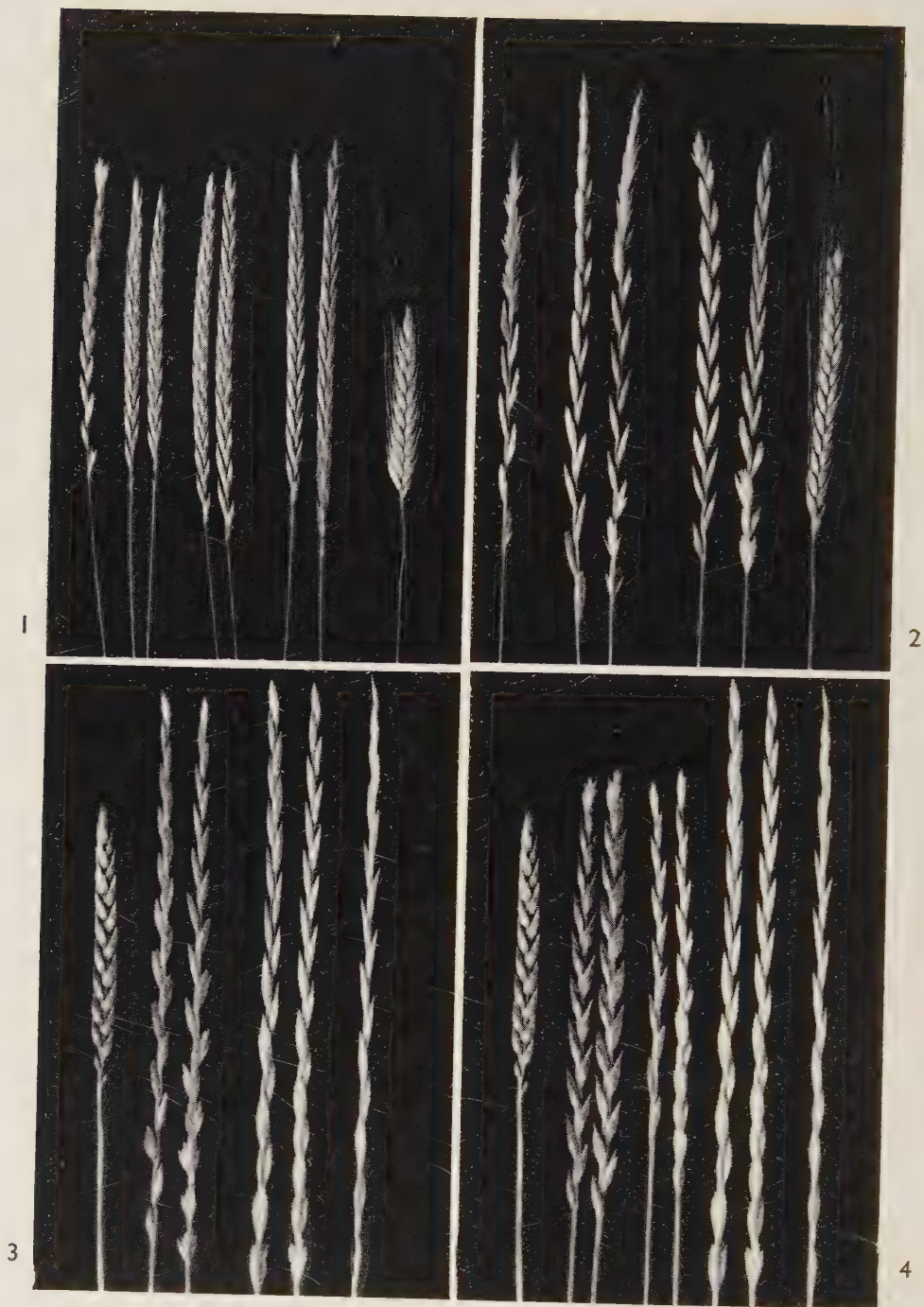


PLANCHE 42. — 1. (*T. Timopheevi* × *A. campestre*). De gauche à droite : *A. campestre*, 1 épi ; 3 plantes F_1 , 2 épis chacune ; *T. Timopheevi*, 1 épi. — 2. (*T. dicoccum* × *A. campestre*). De gauche à droite : *A. campestre*, 1 épi ; 2 plantes F_1 , 2 épis chacune ; *T. dicoccum*, 1 épi. — 3. (*T. vulgare* var. *Progress* × *A. elongatum* 10x). De gauche à droite : *T. vulgare* var. *Progress*, 1 épi ; 2 plantes F_1 , 2 épis chacune ; *A. (elongatum* 10x), 1 épi. — 4. *T. vulgare* var. *Progress* × *A. (elongatum* 10x). De gauche à droite : *T. vulgare* var. *Progress*, 1 épi ; F_1 de R_2 , 2 épis ; F_1 de R_1 , 2 épis ; F_1 , 2 épis. *A. (elongatum* 10x), 1 épi.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	7
Historique	8
1. <i>La tribu des Hordeae</i>	9
2. <i>Le genre Triticum</i>	11
3. <i>Le genre Agropyrum</i>	15
a) Relations avec les genres voisins	16
b) Les espèces spontanées en France	18
4. <i>Les hybrides Triticum × Agropyrum</i>	27
Matériel et méthodes	29
1. <i>Matériel et techniques de croisement</i>	29
2. <i>Techniques de préparation pour l'observation au microscope</i>	31
A. Observation des chromosomes somatiques	31
B. Observation des chromosomes à la méiose	35
C. Observation du pollen	37
3. <i>Interprétation des méioses</i>	37
Étude des Agropyrum français	39
1. <i>Étude des espèces</i>	39
Morphologie	39
Habitat et répartition géographique	40
Caryotypes	43
Méiose	48
2. <i>Étude de quelques hybrides interspécifiques</i>	57
a) Possibilités de croisement	57
b) Morphologie	57
c) Caryotypes	58
d) Méiose	58
3. <i>Conclusion : Classification des Agropyrum français</i>	70
Etude de quelques hybrides Triticum × Agropyrum	75
1. <i>Possibilités de croisement</i>	75
2. <i>Etude morphologique</i>	78
3. <i>Etude cytogénétique des F₁</i>	78
a) Blés tétraploïdes × <i>A. intermedium</i>	81
b) Blés tétraploïdes × <i>A. campestre</i>	83
c) Blés hexaploïdes × <i>A. intermedium</i>	86
d) Blés hexaploïdes × <i>A. (elongatum 10 x)</i>	91
4. <i>Etude des générations ultérieures</i>	92
a) Étude des descendants issus de recroisement	94
b) Étude des amphidiploïdes	99
Conclusions	109
Résumé	117
Références bibliographiques	125
Liste des tableaux cités dans le texte	135

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

PRÉSENCE ET SIGNIFICATION DES CHROMOSOMES B CHEZ LES GRAMINÉES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 mars 1952

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRES.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean SARRAILH.

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 15-4-1959.

Dépôt légal : 2^e trimestre 1959. N^o d'impression : 941.

